

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

Année 1960

THÈSE

N°

407

POUR LE

DOCTORAT EN MÉDECINE

DIPLOME D'ÉTAT

PAR

Didier LAVERGNE

né le 29 Janvier 1924 à PERIGUEUX (Dordogne)

Présentée et soutenue publiquement le:

QUELQUES ASPECTS DE LA VIE BACTERIENNE
DANS LA NATURE.

Président : Mr R. FASQUELLE, Professeur.

ÉDITIONS A. G. E. M. P. — 8, RUE DANTE . PARIS-V^e

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

Année 1960

THÈSE

N°

POUR LE

DOCTORAT EN MÉDECINE

DIPLOME D'ÉTAT

PAR

Didier LAVERGNE

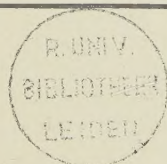
né le 29 Janvier 1924 à PERIGUEUX (Dordogne)

Présentée et soutenue publiquement le:

QUELQUES ASPECTS DE LA VIE BACTERIENNE
DANS LA NATURE.

Président : Mr R. FASQUELLE, Professeur.

ÉDITIONS A. G. E. M. P. — 8, RUE DANTE - PARIS-V^e



FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

Année 1960

THÈSE

N°

POUR LE

DOCTORAT EN MÉDECINE

DIPLOME D'ÉTAT

PAR

Didier LAVERGNE

né le 29 Janvier 1924 à PERIGUEUX (Dordogne)

Présentée et soutenue publiquement le:

QUELQUES ASPECTS DE LA VIE BACTERIENNE
DANS LA NATURE.

Président : Mr R. FASQUELLE, Professeur.

ÉDITIONS A. G. E. M. P. — 8, RUE DANTE - PARIS-V^e



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550421_0004

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

PROFESSEURS

18-1-60

PROFESSEURS HONORAIRES :

MM. Aubin (A.), Bénard (H.), Brocq (P.), Bulliard (H.), Cadenat (F.), Chabrol (E.), Champy (C.), Chevallier (P.), Debré (R.), Donzelot (E.), Gastinel (P.), Guillaïn (G.), Halphen (E.), Harvier (P.), Hazard (R.), Heuyer (G.), Lantuejoul (P.), Laroche (G.), Laubry (C.), Lévy-Solal (E.), Lian (C.), Loeper (M.), Marion (G.), Mathieu (P.), Mocquot (P.), Mondor (H.), Monod (R.), Moreau (R.), Olivier (E.), Pasteur Vallery-Radot, Petit-Dutaillis, Richet (C.), Strohl (A.), Tanon (L.).

DOYEN Léon BINET.
Membre de l'Institut

ASSESEUR. Jean VERNE.

I. — PROFESSEURS

	MM.
Anatomie	CORDIER (G.)
» (Prof: à titre personnel)	DELMAS (A.)
Anatomie pathologique	DELARUE (J.)
Anesthésiologie	BAUMANN (J.)
Bactériologie	FASQUELLE (R.)
Biochimie médicale	JAYLE (M. F.)
» » (Prof: à titre personnel)	SCHAPIRA (G.)
Biologie appliquée à l'Education physique et aux Sports	CHAILLEY-BERT (P.)
Biologie médicale	FAUVERT (R.)
» » (Prof: à titre personnel)	BOURLIÈRE (F.)
Cancérologie médicale et sociale	BERNARD (J.)
Clinique carcinologique chirurgicale (Inst. G. Roussy)	REDON (H.)
Clinique cardiologique (Broussais)	MOUQUIN (M.)
Beaujon	SICARD (A.)
Cochin	QUÉNU (J.)
Hôtel-Dieu	PATEL (J.)
Saint-Antoine	GOSSET (J.)
Salpêtrière	MOULONGUET (P.)
Clinique de chirurgie infantile et orthopédique (Enfants-Malades)	FÈVRE (M.)
Clinique chirurgicale orthopédique et réparatrice (Cochin)	MERLE D'AUBIGNÉ (R.)
Clinique de chirurgie cardio-vasculaire (Broussais)	GAUDART-D'ALLAINES (F. de)
Clinique de chirurgie pleuro-pulmonaire (Laënnec)	MATHEY (J.)
Clinique endocrinologique (Pitié)	DECOURT (J.)
Clinique de génétique médicale (Enfants-Malades)	LAMY (M.)
Clinique gynécologique (Bocca)	FUNK-BRENTANO (P.)
Clinique des maladies cutanées et syphilitiques (St-Louis)	DEGOS (R.)
Clinique des maladies des enfants (Enfants-Malades)	CATHALA (J.)
Clinique des maladies infectieuses (Claude-Bernard)	MOLLARET (P.)
Clinique des maladies mentales et de l'encéphale (Ste-Anne)	DELAY (J.)
Clinique des maladies métaboliques (Necker)	HAMBURGER (J.)
Clinique des maladies du sang (Broussais)	MARGHAL (G.)
Clinique des maladies du système nerveux (Salpêtrière)	ALAJOUANINE (T.)
Bouicaut	LENÈGRE (J.)
Broussais	SOULIÉ (P.)
Cochin	JUSTIN-BESANÇON (L.)
Hôtel-Dieu	BARIÉTY (M.)
Pitié	DREYFUS (G.)
St-Antoine	KOURILSKY (R.)
Clinique médicale d'hydrologie thérapeutique et climatologie (Bichat)	DEBRAY (C.)
Clinique médicale propédeutique (Broussais)	GENNES (L. de)
Clinique médico-sociale du diabète sucré et des maladies de la nutrition (Hotel-Dieu)	DEROT (M.)
Clinique de neuro-chirurgie (Pitié)	DAVID (M.)
Cliniques obstétricales	BAUDELLOCQUE
Clinique obstétricale et gynécologique (Port-Royal)	Foch (Suresnes)
Clinique ophtalmologique (Hôtel-Dieu)	LACOMME (M.)
Clinique oto-rhino-laryngologique (Lariboisière)	MERGER (R.)
Clinique de pédiatrie et de puériculture (St-Vincent-de-Paul)	VARANGOT (J.)
Clinique de pédiatrie Sociale (Enfants-Malades)	RENARD (G.)
Clinique de pneumo-phthisiologie (Laënnec)	AUBRY (M.)
Clinique psychiatrique infantile (Salpêtrière)	LELONG (M.)
Clinique de rhumatologie médicale et sociale (Cochin)	MARIE (J.)
Clinique stomatologique (Pitié)	BERNARD (E.)
Clinique thérapeutique chirurgicale (Vaugirard)	MICHAUX (L.)
Clinique thérapeutique médicale (St-Antoine)	COSTE (F.)
Clinique urologique (Cochin)	DECHAUME (M.)
Embryologie	SÉNÈQUE (J.)
Histoire de la médecine et de la chirurgie (Lariboisière)	LEMAIRE (A.)
Histologie	FEY (B.)
	GIRAUD (A.)
	SÈZE (S. de)
	VERNE (J.)

Hygiène et clinique de la première enfance (Trousseau)	MM.	TURPIN (R.)
Hygiène et médecine préventive	JOANNON (P.)	
	(Prof ^r à titre personnel)	DEPARIS (M.)
Médecine du Travail	DESOILLE (H.)	
Médecine légale	PIÉDELIEVRE (R.)	
Parasitologie	GALLIARD (H.)	
Pathologie chirurgicale	COUVELAIRE (R.)	
Pathologie exotique	LAVIER (G.)	
Pathologie expérimentale et comparée	MERKLEN (F.-P.)	
Pathologie médicale	MILLIEZ (P.)	
Pathologie et thérapeutique générales	GARCIN (R.)	
Pharmacologie	CHEYMOL (J.)	
	(Prof ^r à titre personnel)	LÉVY (Mlle J.)
Physiologie	BINET (L.)	
	(Prof ^r à titre personnel)	BARGETON (D.)
Physique médicale	DOGNON (A.)	
	(Prof ^r à titre personnel)	DJOURNO (A.)
Radiologie médicale	DESGREZ (H.)	
Technique chirurgicale et Chirurgie expérimentale	LÉGER (L.)	
Thérapeutique	BROUET (G.)	

II. — PROFESSEURS SANS CHAIRE, PROFESSEURS AGRÉGÉS ET MAÎTRES DE CONFÉRENCES - AGRÉGÉS

	MM.		MM.
Anatomie	CABROL (C.) COUINAUD (C.) OLIVIER (G.)	Orthopédie	JUDET (R.) RAMADIER (J.)
	GAUTHIER-VILLARS (Mlle P.) pr. s. ch.	Oto-rhino-Laryngologie	DEBAIN (J.)
Anatomie pathologique	BUSSER (F.) GOUYGOU (Ch.) ORCEL (L.) PAILLAS (J.)	Parasitologie	BRUMPT (L.C.), pr. s. ch. CHABAUD (A.)
Anesthésiologie	VOURC'H (G.)		BARGAT (J.) BINET (J.-P.) CAUCHOIX (J.) CHATELIN (C.-L.) DUBOST (Ch.) DUBOST (Cl.) FAUREL (J.)
Bactériologie	NÉVOT (A.) pr. s. ch. BARBIER (P.) CHRISTOL (D.) TOURNIER (P.)	Pathologie chirurgicale	FLABEAU (F.) GERMAIN (A.) LAURENCE (G.) agr. per. LORTAT-JACOB (J.-L.) LOYGUE (J.) MERCADIER PERROTIN (J.) ROBERT (H.) THOMERET (G.)
Biochimie médicale	DESGREZ (P.), pr. s. ch. POLONSKI (J.), m. conf.		SCHNEIDER (J.)
Biologie appliquée à l'Éducation Physique et aux Sports	PLAS (F.)		CROSNIER (J.) HARTMANN (L.) LÉPER (J.) MAURICE (J.) RICHEL (G.)
Carcinologie	DENOIX (P.) MATHE (G.)		AUSSANNAIRE (M.) BOUR (H.) BOUVIER (J.) BOUVRAIN (Y.) BRICAIRE (H.) BRISAUD (H.) BROCARD (H.) BUGE (A.) CASTAIGNE (P.), m. conf.
Dermato-Syphiligraphie	DUPERRAT (B.)		CATINAT (J.) CONTAMIN (F.) COURY (G.) FREZAL (J.) HOUSSET (E.) LAROCHÉ (Cl.) LESOBRE (R.) MACREZ (G.) NICK (J.) PEQUIGNOT (H.) m. conf.
Electro-Radiologie	LEDoux-LEBARD (G.)		ROYER (P.) WOLFROMM (R.)
Embryologie	TUCHMANN-DUPLESSIS (H.), pr. s. ch.		
Hématologie	BILSKI-PASQUIER (G.) DAUSSET (J.)		
Histologie	COUJARD (R.) pr. s. ch. MAROIS (M.) RACADOT (J.)		
Hydrologie	CORNET (A.)		
Hygiène	BOYER (J.), pr. s. ch. CORRE-HURST (Mme L.)		
Maladies infectieuses	BASTIN (R.) DUPONT (V.)		
Médecine légale	DEROBERT (L.), pr. s. ch. HADENGUE (A.) FOURNIER (E.) GUENIOT (M.)		
Médecine du travail	ALBAHARY (C.)		
Neurologie	LHERMITTE (F.) GRANJON (A.) HERVET (E.) LE LORIER (G.) MORIN (P.) MUSSET (R.) ROBEY (M.) THOYER-ROZAT (J.)		
Obstétrique	BRÉGEAT (P.) SARAUX (H.)		
Ophthalmologie			

	MM.		MM.
	JOSEPH (R.)	Pneumo phtisiologie . . .	KREIS (B.)
	MANDE (R.)	Psychiatrie	PICHOT (P.)
Pédiatrie-Puériculture. . .	KOZZICONACCI (P.)	Psychiatrie infantile. . .	DUCHÉ (D.)
	POLONOVSKI (G.)	Rhumatologie	DELBARRE (F.)
	ROSSIER (A.)		
Pharmacologie.	BOISSIER (J.)	Stomatologie.	{ CERNÉA (P.)
	LECHAT (P.)		{ CHAPUT (A ^{me} J.), m.c. agr
Physiologie	PARROT (J.), pr. s. ch.		{ GRELLET (M.)
	DEJOURS (P.)	Thérapeutique	{ CHASSAGNE (P.)
Physique médicale	GOUGEROT (L.), m. conf.		{ LAMOTTE (M.)
	pr. s. ch.	Urologie	QUENU (L.)
	KELLERSHOHN		

III. — PROFESSEURS SANS CHAIRE ET AGRÉGÉS CHARGÉS DE COURS DE CLINIQUE ANNEXE à titre permanent.

	MM.		MM.
Anatomie	DEBEYRE		
	ABOULKER (P.)	Clinique obstétricale . .	{ GRASSET (J.)
	AMELINE (A.), pr. s. ch.		{ LEPAGE (F.)
	HUGUIER (J.)		{ MAYER (M.)
Clinique chirurgicale . . .	OLIVIER (G.)		{ RAVINA (J.)
	PADOVANI (P.)	Clinique ophtalmologique	{ DESVIGNES (P.)
	POILLEUX (F.)		{ OFFRET (G.)
	ROUX (M.)	Clinique oto-rhino-laryngo-	
	VERNE (J.-M.)	logique	MADURO (R.)
	BOUDIN (G.)	Clinique pédiatrique et pué-	
	CONTE (M.)	riculture	LAPLANE (R.)
Clinique médicale.	DOMART (A.)	Clinique psychiatrique. .	BARUK (H.)
	PERRAULT (M.)	Clinique urologique . . .	KUSS (R.)
	RAMBERT (P.)	Médecine légale	GAULTIER
	THIEFFRY (S.)		
	TURIAF (J.)		

IV. — PROFESSEURS DÉTACHÉS DANS LES UNIVERSITÉS ÉTRANGÈRES

Bactériologie.	HAUDUROY (P.) Pr. s. ch
Biochimie médicale.	ETTORI (J.) Pr. à t. pers.
Pathologie chirurgicale	RUDLER (J.) Pr. s. ch.

Secrétaire général de la Faculté . . M. LENA (J.)
Secrétaires. M^{me} BEURLAND (H.), M^{lle} CHAINTREUIL (G.), M^{lle} HURÉ (A.)

Conservateur en Chef M. le Docteur HAHN (A.)
Conservateurs M^{lles} DUMAITRE (P.), GOICHON (A.-M.)
Bibliothécaires. { M^{mes} CONTET (J.), FORGET (F.),
M^{lles} LAURENT (H.), LE NOIR (G.), QUIÉVREUX (E.)

Par délibération en date du 9 décembre 1798, l'Ecole a arrêté que les opinions émises dans les dissertations qui lui seront présentées, doivent être considérées comme propres à leurs auteurs et qu'elle n'entend leur donner aucune approbation ni improbation.

A Monsieur le Professeur R. FASQUELLE

Qui a bien voulu me suggérer ce sujet de thèse
et m'a fait le grand honneur d'en accepter la présidence

Avec toute ma reconnaissance pour son
enseignement, sa bienveillance et ses
conseils.

A Monsieur POCHON

Chef de service à l'Institut Pasteur

Chevalier de la Légion d'Honneur

En témoignage de ma profonde gratitude
pour m'avoir accueilli dans son labora-
toire et y avoir guidé mes recherches.

I N T R O D U C T I O N

La présence des Bactéries dans la nature a été reconnue dès 1676 par LEEUWENHOEK. Il faut cependant attendre les travaux de PASTEUR pour voir les chercheurs se préoccuper de définir le rôle qu'elles peuvent y jouer.

A propos des Bactéries des sols par exemple, c'est sous l'influence des découvertes pastoriennes que SCHLOESING & MUNTZ montrent en 1877 que la nitrification est dans le sol un processus biologique. Le rôle des micro-organismes telluriques a été pressenti en 1884 par E. WOLLNY & M. BERTHELOT mais ce n'est qu'en 1890 que S. WINOGRADSKY a isolé les germes nitrificateurs. Déjà V.V. DOKOUTCHAEV avait en 1883 jeté les bases de la Pédobiologie moderne en affirmant que le sol était un milieu biologique évolutif. En fait, une parcelle de sol est un microcosme dont l'étude analytique ne peut que détruire l'originalité sans fournir le moyen de reconstituer par la pensée ou par l'expérience la prodigieuse complexité de l'ensemble.

A ce titre l'étude biologique des sols apparaît au moins aussi difficile que celle des organismes vivants. C'est pourquoi S. WINOGRADSKY a toujours insisté ainsi que RUSSEL & HUTCHINSON sur la nécessité d'étudier les interactions qui se produisent dans la micropopulation tellurique d'une façon écologique.

Autrement dit on doit s'efforcer en Pédobiologie de respecter les relations naturelles qui existent entre le milieu ambiant et les micro-organismes.

Il en est de même en Microbiologie marine comme le souligne E.J. FERGUSON WOOD (1958). Suivant la formule de S. WINOGRADSKY : "la méthode d'analyse des activités réelles des micro-organismes dans la nature doit être basée non sur le comportement des espèces isolées en dehors du milieu naturel, mais sur les réactions de la communauté microbienne entière au sein de ce milieu".

Les techniques classiques de la Bactériologie permettront donc d'isoler des souches et d'étudier leurs propriétés mais de ce travail il sera impossible de déduire quelles sont effectivement les fonctions de ces souches dans le milieu naturel. Nous verrons au cours de cet exposé le problème surgir à nombreuses reprises.

C'est pourquoi des méthodes microbiologiques originales ont été mises au point pour essayer de résoudre cette difficulté.

Ainsi, l'analyse microbiologique d'un sol ne comporte qu'exceptionnellement l'obtention de cultures pures et elle se proposera :

- de préciser l'état biologique de la micro-population à un moment donné.
- d'étudier les équilibres physico-chimiques que produisent les interférences entre les métabolismes des germes dans un milieu donné (fonctions biologiques des sols = physiologie des sols).
- de suivre les variations de ces équilibres, leurs causes et leurs conséquences.

L'importance des faits mis en évidence par cette méthode originale est, malgré d'inévitables difficultés d'interprétation, d'une telle ampleur qu'elle ne peut laisser le médecin indifférent : la Micro-biologie des milieux naturels propose des réponses aux grandes questions de l'origine de la Vie, de sa perpétuité, de l'interdépendance des Etres vivants, de l'intervention des germes pathogènes dans le cycle vital.

LES BACTERIES DANS LA BIOSPHERE.

Forgé par SUESS en 1875 le terme de Biosphère désigne pour les biologistes l'enveloppe discontinue constituée par la masse globale des Etres vivants, au contact de la Lithosphère et de l'Atmosphère. Elle est relativement peu étendue puisque selon DAUVILLIER la masse de la Biosphère est de $2 \cdot 10^{19}$ g tandis que la masse des océans est de $1,31 \cdot 10^{24}$ g. La densité moyenne de la matière vivante par unité de surface atteindrait selon le même auteur 4 g./cm^2 .

Son action chimique est cependant hors de proportion avec son poids puisqu'en 500 millions d'années la masse de matière métabolisée équivaldrait au moins au tiers du globe terrestre, car la fonction chlorophyllienne fixe par an $1,7 \cdot 10^{17}$ g. de carbone assurant ainsi le renouvellement du cinquième de la masse de la Biosphère. (DAUVILLIER).

Des chiffres un peu plus détaillés sont fournis par RILEY qui admet que les continents produisent par an $20 \pm 5 \cdot 10^9$ tonnes de carbone organique tandis que les océans en produisent $126 \pm 82 \cdot 10^9$ tonnes.

Par contre en ce qui concerne la synthèse d'azote organique l'océan est tributaire des zones continentales qui lui fournissent des nitrates : sous cette forme, le Mississipi déverse par an 360.000 tonnes d'azote dans l'Atlantique ; il s'ajoute à l'azote minéral produit par l'action de la foudre et la putréfaction des organismes.

Il est donc nécessaire de subdiviser la Biosphère en secteurs dans lesquels on étudie les transformations et les migrations de la

matière, puis dans un second temps on confronte les diverses données afin d'esquisser le métabolisme global de la Biosphère.

Quel que soit le champ d'observation et d'expérimentation choisi, sol ou eaux par exemple, le rôle des Bactéries apparaît immédiatement. Par leur ubiquité dans le monde vivant, leur aptitude à croître dans des milieux très divers, leur ancienneté, attestée par la paléontologie et la sédimentologie, elles constituent une part capitale de la Biosphère. La variété prodigieuse des mécanismes qu'elles mettent en oeuvre pour synthétiser leur protoplasme a encouragé de nombreux auteurs à affirmer qu'elles représentent la source même de la Vie. (OPARIN. A.I. 1938. DAUVILLIER. A. 1938. 1955).

1 - Distribution des Bactéries.

Il est classique de dire depuis PASTEUR que les Bactéries sont universellement répandues dans la Biosphère : par l'intermédiaire de leur dispersion dans l'Atmosphère, elles peuvent ensemençer immédiatement tout milieu favorable à leur croissance.

A la suite de la découverte des Bactéries de la nitrification, on s'est aperçu que le sol constituait un extraordinaire réservoir d'espèces microbiennes. On trouve suivant les terres de 10^6 à 10^{10} germes par g. de terre, la plupart étant des Bactériacées (au moins 50 %). Le domaine marin, à peine exploré (E.J. FERGUSON WOOD 1958) est au moins aussi riche.

2 - Ancienneté de leur présence.

VAN TIECHEM a été le premier à signaler l'existence de Bactéries fossiles dans des végétaux silicifiés de Grand Croix (Loire) en 1879. On doit la majorité de nos connaissances sur ces germes fossiles à B. RENAULT (1896. 1899. 1900) qui trouva des empreintes microscopiques attribuées par lui à des Bactéries dans de nombreux débris végétaux

fossiles et dans des coprolithes. Il reconnaît des cocci, plus rarement des bacilles, groupés en chaînettes, en filaments, en zooglyée, se reproduisant par scissiparité ou par sporulation.

C.D. WALCOTT & GRUNER (1914) ont reconnu les traces de Bactéries du type microcoque et de Bactéries ferrugineuses filamenteuses dans les sédiments les plus anciens (Précombrien).

Enfin, E.C.HARDER (1919) a décrit dans divers sédiments l'existence des Bactéries ferrugineuses fossiles. Des Bactéries sulfureuses auraient existé au Permien et au Miocène selon D. SCHNEEGANS (1935). On doit à L. GAYEUX la mise au point d'une technique d'observation qui lui a permis d'affirmer la considérable extension des Bactéries fossiles dans les roches sédimentaires (1922. 36.37).

Il est évident que dans l'état actuel des connaissances aucun renseignement ne peut être apporté par ces découvertes en ce qui concerne la systématique et l'évolution des Bactéries.

B. RENAULT a notamment commis l'erreur de vouloir trouver, pour ses Bactéries fossiles, une place dans la Systématique. Se basant sur des critères morphologiques et sur une certaine spécialisation biologique des germes, il décrit notamment :

Micrococcus esnotensis Ren. (liège des Lépidodendrons)

Bacillus ozodens Ren.

Bacillus gramma Ren. (microsporangies de *Pecopteris* et d'*Asterotheca*).

La fragilité de cette tentative apparaît lorsqu'on remarque que la plupart des Bactéries qui selon lui s'attaquent à la cellulose et détruisent les tissus végétaux sclérifiés appartiennent au genre *Micrococcus*. D'après la physiologie des germes actuels on peut se demander s'il n'a pas observé en réalité les spores de germes anaérobies ou bien des microcystes de *Sporocytophaga*, car on ne connaît dans le sol aujourd'hui aucun

cocciforme disposant d'enzymes cellulolytiques ou lignolytiques. Il faut reconnaître pourtant qu'ils existent dans la pause des Ruminants.

La présence très ancienne de ces germes fossiles revêt cependant sur le plan général une triple importance :

- les Bactéries ont joué dans le passé vis-à-vis des autres organismes les mêmes fonctions que dans la nature actuelle : parasitisme aux dépens des animaux et des plantes décomposition des résidus végétaux
- les Bactéries figurent parmi les plus anciens êtres vivants
- les Bactéries ont joué un rôle dans la genèse des roches sédimentaires elles-mêmes.

3 - Importance des Bactéries dans l'origine de la Vie.

Il est généralement admis que l'atmosphère primitive, contrairement à l'atmosphère actuelle, n'était formée que de gaz carbonique et d'azote, car l'oxygène libre est doté d'une telle affinité chimique qu'il serait intégralement fixé par la Lithosphère s'il n'était régénéré continuellement par la photosynthèse chlorophyllienne.

En haute atmosphère, où les radiations ultra-violettes plus courtes que 1850 angstroms pourraient le libérer par photolyse de l'eau, la teneur en vapeur d'eau est trop faible pour que ce phénomène puisse intervenir dans la formation d'une atmosphère riche en oxygène gazeux.

KOENE a montré dès 1865 que l'oxygène atmosphérique se produisait continuellement par l'intermédiaire d'un équilibre entre la vitesse de sa formation chlorophyllienne et la vitesse de sa fixation, (action de la foudre formant NO et nitrates, combustion des gaz réducteurs volcaniques, du carbone, oxydation des sulfures et des métaux natifs).

Autrement dit l'atmosphère actuelle est de formation relativement récente et son oxygène est biogène.

Selon la théorie très cohérente qu'ont remarquablement exposés en 1938 A. DAUVILLIER & E. DESGUIN, l'énergie photochimique des rayons ultra-violets abiologiques de longueur d'onde inférieure à 2.200 angstroms aurait pu déterminer la formation dans l'atmosphère primitive sans oxygène d'une quantité considérable de matières organiques (en 1.500 ans $2 \cdot 10^{19}$ g).

Dans ce milieu riche en composés organiques ternaires et quaternaires l'apparition de la première molécule asymétrique auto-reproductible aurait imposé la formation de matières organiques optiquement actives qui caractérisent les êtres vivants comme l'a montré PASTEUR (1860).

Un assemblage cristallin fortuit de quartz ou de spath, en produisant une polarisation circulaire de la lumière, aurait induit cette transformation fondamentale de la matière organique.

Celle-ci aurait donc existé pendant près de 4 milliards d'années en constituant une formation géologique particulière : solution stérile, chaude, salée, ammoniacale, riche en protéines et en acides nucléiques. En présence d'oxygène dissous, elle était métastable et avait tendance à s'oxyder avec production d'énergie.

Dans ce milieu organique primitif des fermentations anaérobies se seraient produites dès l'apparition de l'acide adénosine-triphosphorique et de quelques dizaines d'enzymes, d'où formation de gaz carbonique "biogène". Un équilibre devait exister entre la synthèse de la matière vivante par le rayonnement ultra-violet et sa destruction par oxydation.

Conformément aux idées d'OPARIN (1938), A. DAUVILLIER & E. DESGUIN admettent que la formation des premières cellules serait intervenue par coacervation : séparation spontanée de gouttes protéiques. Les gouttelettes de coacervats ont dû ensuite s'entourer de membranes hémimouillables,

catalyseurs à double face de 3 à 5 millimicrons d'épaisseur. Leurs pôles internes produisaient des graisses, de l'amidon ou du glycogène et leur face externe formait des enzymes ou des ferments solubles comme les oxydases.

A l'intérieur de ces membranes repliées sur elles-mêmes des macro-molécules autoreproductibles d'acide désoxyribonucléique auraient pu jouer le rôle de gènes.

On peut concevoir sous cette forme l'ébauche des premières Bactéries. Cette origine lointaine a pu laisser chez les Bactéries actuelles quelques traces, comme par exemple, le besoin de gaz carbonique qui a été reconnu chez la plupart de ces germes.

Cependant les Bactéries chimioautotrophes ne seraient pas selon A. DAUVILLIER les types anoestaux, car elles sont dotées d'un équipement enzymatique plus complexe que celui des hétérotrophes. Nitrosomonas par exemple synthétise toutes les matières organiques qui le constituent à partir de CO_2 et de NH_3 .

Dans ce contexte la Vie demeurerait très précaire en raison de l'action abiotique des radiations ultra-violettes à la surface des eaux. C'est alors que l'apparition de la chlorophylle représente une étape décisive de l'évolution du monde vivant.

Formée fortuitement par certaines Bactéries ou par les Cyanophycées, elle détermine la libération par ces dernières de grandes quantités d'oxygène gazeux. Celui-ci absorbe complètement les radiations U.V. abiotiques (apparition d'un cycle de formation et de destruction de l'ozone en haute atmosphère) ; l'ozonosphère arrête dorénavant toutes les radiations U.V. plus courtes que 3.000 angstroems. L'atmosphère actuelle était alors créée.

A cette période correspondrait l'apparition des premières roches rouges riches en oxyde ferrique (fin du Précombrien : - 500 millions d'années).

L'étude des roches plus récentes montre que depuis cette période la composition de l'atmosphère est restée sensiblement constante. Il aurait donc fallu trois milliards d'années d'évolution pour aboutir aux microorganismes autotrophes chlorophylliens, point de départ de l'évolution paléontologique du monde vivant.

Très voisines des Bactéries et fréquentes dans les sols les Cyanophycées ont pu étendre, associées aux Bactéries, la Biosphère aux terres émergées. Nous verrons que ces organismes peuvent assurer dans tous les milieux biotiques, la totalité des cycles métaboliques de la Biosphère.

Ainsi, cette théorie voit dans les Bactéries les formes anoestrales de la Vie et elle s'oppose à la conception selon laquelle les Bactéries seraient des Algues dégradées par le saprophytisme ou le parasitisme. Dans cette seconde hypothèse la chlorophylle aurait dû apparaître de novo dans des organismes hautement complexes à l'échelle cellulaire puisqu'ils sont Eucaryotes, les Algues. Or c'est une loi fondamentale de l'évolution, sinon pour les espèces du moins pour les groupes, que la filiation des formes vivantes aille du plus simple au plus complexe. Seule, la théorie de DAUVILLIER respecte avec aisance cette règle.

Rappelons que c'est en accord avec la loi de complexité progressive de la vie au cours de l'évolution que DAUVILLIER rejette les idées de PERRIER, COSTANTIN et surtout H.F. OSBORN (1921) selon lesquelles les Bactéries autotrophes seraient antérieures aux hétérotrophes. Il y voit en réalité des "parasites" utilisant les déchets de la vie.

Leur occurrence écologique justifie ce point de vue, ainsi que leur métabolisme uniquement fondé sur l'apport d'énergie résultant de phénomènes d'oxydation.

4 - Importance des Bactéries dans la formation des sédiments.

Une des meilleures preuves de l'ancienneté de la présence bactérienne sur le globe terrestre est le rôle qu'elles ont joué dès l'aurore des temps paléontologiquement datés dans la genèse des roches sédimentaires.

a - dépôts ferrugineux sédimentaires.

Ils coïncideraient selon DAUVILLIER avec la formation d'une atmosphère riche en oxygène. Or des Bactéries jouent un grand rôle dans la formation de ces dépôts.

Les Bactéries sulforéductrices seraient responsables de dépôt de sulfure de fer dans les boues bleues de la mer et des lacs. L'oxydation du sulfure ferreux donnerait ensuite du sulfate ferrique ; en présence de matières organiques celui-ci se décompose et peut engendrer le bisulfure ou pyrite blanche des terrains sédimentaires.

L'hydroxyde ferreux ou limonite des dépôts ferrugineux des marais se produit sous l'action de Bactéries ou d'Algues qui décomposent le carbonate de fer dissous dans les eaux.

Dans les sols la décomposition des complexes ferro-humiques ou ferro et ferrisiliciques peuvent être directement ou non l'oeuvre des Bactéries.

L. CAYEUX a trouvé des formes bactériennes filamenteuses comparables aux Leptothrix dans la plupart des oolites ferrugineuses qu'il a étudié (Barémien, Jurassique lorrain, Dévonien, Silurien et même Dévonien).

b - roches sédimentaires phosphatées.

La putréfaction microbienne des cadavres produit de l'ammoniaque qui transformerait les sels organiques phosphorés en phosphate d'ammonium. Ce dernier, en milieu liquide et en présence de carbonate de chaux peut donner du phosphate tricalcique.

Dans des nodules phosphatés, L. CAYEUX (1936) a découvert par la microphotographie en lumière infra-rouge des cocci auxquels il attribue un rôle dans la formation de ces dépôts sédimentaires.

E.J. FERGUSON WOOD (1958) soulignant le défaut de coordination qui existe entre les recherches des géologues et celles des bactériologistes, rappelle qu'il faut tenir compte des considérations écologiques pour interpréter correctement de pareils phénomènes. Il indique que BAAS BECKING & MAC KAY (1956) ont montré que la réduction des sulfates sous l'action des Bactéries marines en anaérobiose met en liberté des phosphates, qui pourraient ensuite se concentrer dans les boues.

c - dépôts de soufre.

Tandis que les Sulfuraires oxydent l'hydrogène sulfuré des eaux thermales ou des eaux riches en matières organiques, les germes sulfato-réducteurs anaérobies réduisent les sulfates et même les sulfites et hyposulfites, en formant de l'hydrogène sulfuré et du soufre.

On a invoqué l'action des unes ou des autres pour expliquer certains gisements sédimentaires en France ou aux U.S.A. (BAAS BECKING & KAPLAN. 1956).

H.G. THODE. J.MAC NAMARA. W.H. FLEMING (1953) ont montré qu'en raison de l'oxydation bactérienne du soufre le rapport des isotopes S32 et S 34, constant dans les roches cosmiques s'est modifié au cours du temps dans les dépôts sédimentaires. G.E. JONES. R.L. STARKEY. H.W. FEELT

& J.L. KULP confirment ce fait en étudiant la possibilité de l'origine biologique des dômes des sels du Texas et de Louisiane. (1956).

d - Sédiments calcaires.

Il existe entre le gaz carbonique libre de l'atmosphère, le gaz carbonique dissous dans les eaux et les bicarbonates également dissous un équilibre très important du point de vue biologique.

Les Bactéries n'interviennent pas seulement dans cet équilibre de façon indirecte, mais même de façon directe. G.H. DREW (1914) a montré que dans les eaux marines, au voisinage des récifs coralliens, les Bactéries dénitrifiantes provoquent la formation d'ammoniaque puis de carbonate d'ammoniaque. En réagissant avec le sulfate de chaux dissous dans les eaux celui-ci formerait du sulfate d'ammoniaque et du carbonate de chaux. En présence de matières organiques on obtiendrait le même résultat par l'intermédiaire du carbonate d'ammoniaque. Selon WALCOTT les calcaires Algonkiens de la série de Belt de Newland proviendraient de ces phénomènes.

P. URBAIN (1933) signale que la décomposition des matières organiques peut produire dans les eaux la réduction des sulfates de chaux (Mer Noire) ; le sulfure de chaux formé donne en présence de gaz carbonique dissous de l'hydrogène sulfuré et du carbonate de chaux.

C. LALOU (1954) obtient par addition de glucose à des boues marines riches en Bactéries et en Cyanophycées, la précipitation de carbonate de chaux. Il admet que la chute du potentiel d'oxyda-réduction résultant de l'oxydation du glucose détermine la stimulation des germes sulfato-réducteurs. Ceux-ci utilisant le gaz carbonique dessous provoqueraient la décomposition des bicarbonates en carbonate de chaux. Enfin des Bactéries diverses peuvent décomposer directement les sels calcaires et précipiter du carbonate de chaux.

L. MORET considère que la consolidation des vases argilo-calcaires s'explique en partie par de tels phénomènes.

Quant aux dolomies qui pour beaucoup de géologues sont des sédiments d'origine chimique, on a pu montrer aussi qu'elles pouvaient se former (mer Noire) sous l'action de Bactéries anaérobies en milieu riche en matières organiques : combinaison des sulfures de calcium et de magnésium à l'acide carbonique.

e - roches sédimentaires combustibles.

Il est aujourd'hui universellement admis à la suite des travaux d'une pléiade de chercheurs que les hydrocarbures naturels, les houilles, les lignites proviennent comme la tourbe d'une décomposition bactérienne des matières organiques animales et végétales.

Citons la mise en évidence de flores microbiennes formant des hydrocarbures à partir de matières organiques et le rôle éventuel des Bactéries fossiles trouvées dans les plantes houillères (le *Bacillus vorax* de B. RENAULT du Carbonifère inférieur aurait pu avoir des propriétés comparables à celles de *Bacillus amylobacter*).

En conclusion on doit souligner que les Bactéries représentent dans la Biosphère, où elles sont universellement répandues, une masse de matière vivante considérable. Connues dans les roches sédimentaires les plus anciennes, elles représentent sans doute les êtres vivants primitivement apparus sur le globe terrestre. Avec les Cyanophycées elles ont exercé dès l'origine, et elles sont seules capables de le faire, la totalité des fonctions métaboliques qui caractérisent la Biosphère. A l'origine marines, Bactéries et Cyanophycées (Protocaryotes) ont par la suite rapidement colonisé les aires continentales en produisant les premiers sols. C'est à partir du sol que la plus grande partie des Bactéries autotrophes (chimio-autotrophes) ont été isolées. Elles représenteraient donc pour cette raison et pour d'autres (qui ont été indiquées plus haut) un

stade évolutif secondaire par rapport aux Bactéries primitives qui devaient être uniquement hétérotrophes (et peut être aussi photo-autotrophes bien que celles-ci soient souvent considérées comme des Cyanophycées dégradées).

Sous l'action de ces germes, une quantité considérable de matière s'est trouvée métabolisée. Une fraction très importante de cette matière a été intégrée à des réactions biochimiques qui ont abouti à la constitution de vastes réserves de carbone organique, de carbonates, de phosphates, de fer et de soufre, tous constituants essentiels à La Vie, incorporés par l'intermédiaire des Bactéries dans les roches sédimentaires.

Deux phénomènes essentiels vont donc en s'opposant déterminer l'équilibre quantitatif de la Biosphère : le stockage des réserves et leur mobilisation. Il est frappant de constater qu'il s'agit en définitive, sur un plan très général, d'une transposition à l'ensemble de la matière vivante ou susceptible de le devenir, d'une caractéristique fondamentale de la vie cellulaire.

La présence de ces réserves interdit toute flambée métabolique mortelle. C'est sans doute ce qui explique la permanence certaine depuis 500 millions d'années d'une Biosphère analogue dans ses grandes lignes à la Biosphère actuelle, bien que son renouvellement complet ne dure de nos jours que 50 années.

Autrement dit les entrées et les sorties de la matière et de l'énergie dans le monde vivant doivent et ont dû se compenser exactement de façon statistique. L'assimilation de matière par la Biosphère et son retour à l'état minéral constituent les deux pôles de cycles que l'on qualifie de géobiologiques. Ils mettent en jeu l'oxygène, l'hydrogène, le carbone, le soufre, l'azote, le phosphore et le fer notamment. Bien que la réalisation de ces cycles puisse différer profondément suivant le secteur de la Biosphère que l'on envisage, cette dernière se comporte donc bien comme un seul immense organisme se régénérant spontanément de façon perpétuelle.

BACTERIES ET CYCLES GEOBIOLOGIQUES.

Nous distinguerons successivement les cycles géobiologiques uniquement bactériens et ceux dans lesquels les Bactéries sont associées aux autres êtres vivants. Si les premiers sont dans la nature actuelle un peu théoriques ou du moins écologiquement rarissimes, leur étude aura l'intérêt de mettre plus nettement en valeur le rôle capital joué par les Bactéries.

1 - Cycles géobiologiques bactériens

A elles seules les Bactéries se révèlent capables, aujourd'hui comme elles l'ont fait probablement dès l'origine de la vie cellulaire, de mobiliser pour les intégrer dans la matière vivante tous les éléments qui sont indispensables à sa synthèse. En revanche elles assurent leur retour à l'état minéral permettant une réutilisation ultérieure dans le cycle vital.

a - Cycle du carbone.

* Entrée du Carbone dans la Biosphère.

Bien que la majorité des Bactéries exigent pour cultiver la présence de traces de gaz carbonique (C.H. WERKMAN & H.G. WOOD 1936-42) la quantité de carbone ainsi introduite dans la Biosphère est sans doute faible.

En fait, si l'on définit les autotrophes stricts comme des êtres vivants capables de synthétiser tous les métabolites essentiels à partir d'éléments oxydés (CO_2 , NO_3 , H_2O , PO_4) on doit remarquer que, quantitativement, le pouvoir de synthèse des Bactéries est bien inférieur à celui des végétaux chlorophylliens Eucaryotes.

Incapables de réduire les éléments oxydés sans l'intervention d'un ou plusieurs éléments inorganiques réduits, les Bactéries se rangent parmi les mésotrophes.

Suivant l'origine de l'énergie qu'elles utilisent, on distingue :

- les phototrophes

possédant de la bactériochlorophylle, ces germes assurent grâce à l'énergie lumineuse la photolyse de l'eau, mais sans que de l'oxygène moléculaire apparaisse.

L'hydrogène libéré se combine au gaz carbonique pour former des substances organiques.

Le radical (OH) disponible par ailleurs est réduit de différentes façons :

§ chez les photo-organotrophes (Athiorhodacées) ce sont des substances organiques qui servent de donateurs d'hydrogène (par exemple l'alcool isopropylique sera transformé par deshydrogénation en acétone).

§ chez les photolithotrophes c'est l'hydrogène sulfuré qui se trouve oxydé avec formation de soufre (Chlorobactériacées) ou d'acide sulfurique (Thiorhodacées).

- les chimiotrophes

dépourvues de chlorophylle trouvent dans des réactions d'oxydation l'énergie dont elles ont besoin pour synthétiser des matières organiques à partir du gaz carbonique. Très répandues dans le sol,

contrairement aux précédentes qui vivent dans les eaux, leur rôle y apparaît souvent essentiel.

Seules nous intéressent ici les chimiolithotrophes dont les synthèses ne dépendent que de l'oxydation de composés exogènes inorganiques :

§ sels ammoniacaux

(Bactéries nitreuses : Nitrosomonas).

Transformation en aérobiose de l'ammoniaque en hydroxylamine qui serait ensuite oxydée en nitrite par l'intermédiaire d'hypoxite ou peut être de déshydroxyammoniaque $\text{NH}(\text{OH})_2$ ou de nitroxyl NOH .

§ nitrites

(Bactéries nitriques; Nitrobacter).

Oxydation des nitrites en nitrates en aérobiose.

§ hydrogène sulfuré

(Leucothiobactériales ou plus exactement Beggiatoacées).

Les germes du genre Thiobacillus, Beggiatoa oxydent l'hydrogène sulfuré en produisant du soufre qui s'accumule dans les cellules puis peut à son tour être oxydé.

§ soufre, thiosulfates, tétrathionates, sulfures sont oxydés dans les sols par les Thiobacillus, qui, en présence d'azote ammoniacal, de Mn et de Fe, utilisent en aérobiose l'énergie produite pour assimiler le CO_2 atmosphérique ou même décomposer les carbonates et bicarbonates.

Thiobacillus denitrificans, qui peut vivre en anaérobiose utilise alors les nitrates comme donateurs d'oxygène.

§ hydrogène

A partir des sulfates, et en présence d'azote ammoniacal, de gaz carbonique ou de carbonates, des autotrophes spécia-

lisés tels que *Sporovibrio desulfuricans* produisent en milieu anaérobie des sulfures en oxydant l'hydrogène, *Hydrogenomonas agilis* emploie les nitrates comme donateurs d'oxygène.

§ sels ferreux et manganoux

Les Sidérobactéries utilisent l'énergie fournie par l'oxydation de ces sels pour réduire le gaz carbonique, mais l'autotrophie des germes en question est très discutée ; elle paraît restreinte aux espèces décomposant le bicarbonate de fer (E.C. HARDER 1919).

* Minéralisation du Carbone organique.

Tandis que dans la pénétration du carbone au sein de la Biosphère les Bactéries ne semblent jouer qu'un rôle restreint, leur importance est fondamentale dans la minéralisation du carbone organique.

En dehors de la respiration des Bactéries aérobies, interviennent en effet les processus de décomposition biologique des cadavres bactériens.

Les composés organiques ternaires sont attaqués en aérobie par une foule de germes qui produisent notamment des acides organiques (pyruvique, lactique, acétique) de l'acétaldéhyde et libèrent du gaz carbonique pendant les réactions ou comme terme ultime de ces réactions. Toutefois, les composés intermédiaires peuvent être récupérés pour la construction de matières organiques nouvelles grâce à l'énergie obtenue pendant les réactions d'oxydation précédentes.

En anaérobie, des phénomènes analogues se produisent. Les composés organiques quaternaires produisent, par désamination oxydative des acides aminés, d'une part des acides cétoniques ultérieurement oxydés avec formation de gaz carbonique, et d'autre part des composés phosphorés et soufrés qui sont également minéralisés.

Les chaînes de réaction que nous avons sommairement indiquées sont, dans le sol, réalisées par des microflores variées apparaissant à tour de rôle ; on les qualifie depuis WINOGRADSKY de *zymogènes*. Dans la mer, dans les eaux douces se produit une auto-épuration qui minéralise les matières organiques des eaux polluées ; due à des processus biologiques aéro ou anaérobies, cette auto-épuration est assez mal connue dans ses détails.

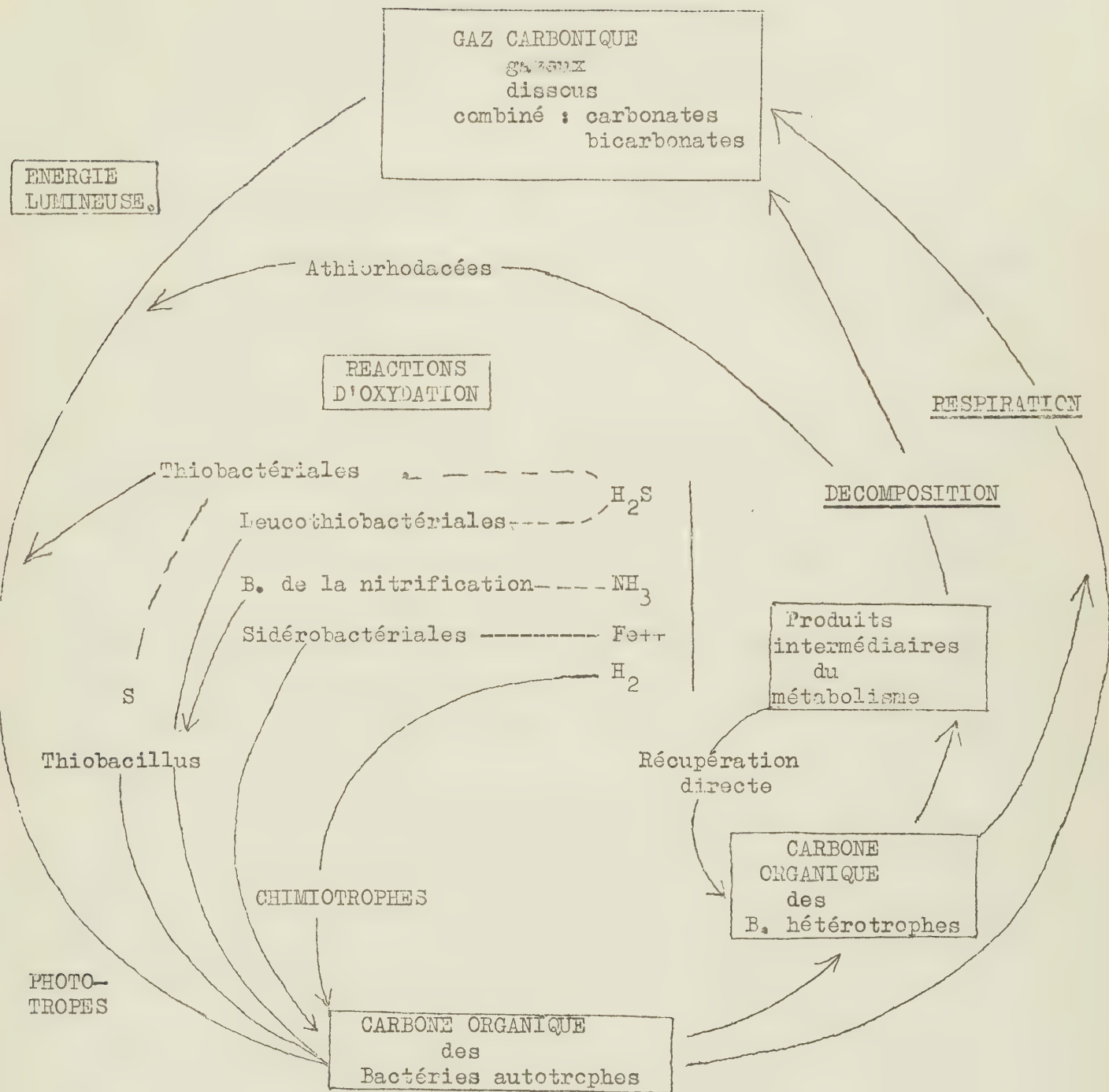
P. VIVIER (1946) indique que la Chlamydo bactériale *Sphaerotilus natans* peut épurer 3 kilos de matière organique par heure sur une surface d'un hectare, d'après les observations de NAUMANN. E. De toute façon les phénomènes sont beaucoup plus diffus que dans le sol.

* Vue d'ensemble sur le cycle du Carbone.

Comme il a été dit plus haut la partie constructive du cycle bactérien du carbone est loin d'équilibrer, dans la nature actuelle la partie destructive. De plus l'écologie des germes responsables est variée : les sols renferment les chimio-autotrophes, les eaux douces les photo-autotrophes et certains chimio-autotrophes (*Leucothiobactériales*, *Sidérobactériales*), la mer est très pauvre en Bactéries autotrophes.

Cette constatation étaye les idées de DAUVILLIER sur l'origine non primitive de ces Bactéries, si l'on admet, que la mer est le berceau de la Vie, ce qui est l'hypothèse la plus plausible. En somme, dans la nature actuelle, le cycle bactérien du Carbone ne pourrait être fermé que dans les sols ; son rendement serait très faible ainsi que la masse de matière organique formée.

Nous résumons le cycle du carbone dans le tableau 1. page 20.



b - Cycle de l'Azote.

Si l'on néglige le rôle de certaines Algues Myxophycées comme les Nostocacées, on peut décrire un cycle de l'azote exclusivement bactérien, qui est, contrairement à son homologue pour le carbone, parfaitement équilibré.

* Incorporation de l'azote dans la Biosphère.

La formation de nitrites sous l'action de la foudre est un phénomène actuellement négligeable en regard de l'importance de la fixation microbiologique de l'azote atmosphérique.

Exception faite des Nostocacées, tous les micro-organismes fixateurs d'azote sont des Bactéries qui ont été isolées du sol. Parmi les espèces libres on connaît des aérobies (Azoto bacter, Beijerinckia, accessoirement Athiorhodacées, quelques Bacillus, Pseudomonas, Aerobacter) et des anaérobies (Clostridium essentiellement, Sporovibrio desulfuricans, Methanobacterium Omelianskii). Les eaux douces renferment également quelques uns de ces germes, mais aussi les Thiobactériales chlorophylliennes fixatrices d'azote en anaérobiose. La mer est très pauvre en germes fixateurs et ceux qu'elle contient appartiennent au groupe des anaérobies.

La fixation d'azote dépend de la présence de divers éléments minéraux, ce qui établit une liaison étroite entre l'entrée de l'azote dans la Biosphère et les cycles du magnésium, du molybdène et surtout du Phosphore, indispensables aux Azotobacter (la fixation de 5 mg. d'azote métabolise 1 mg. de phosphore).

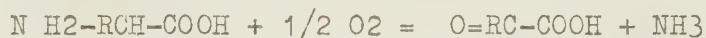
* Minéralisation de l'Azote organique.

Après la mort des Bactéries fixatrices d'azote, de très nombreux germes minéralisent les protéines qui avaient été fabriquées.

Cette minéralisation s'effectue par étapes permettant la récupération directe de nombreux produits intermédiaires du catabolisme des substances organiques quaternaires.

C'est ainsi que la protéolyse libère des acides aminés qui peuvent être réutilisés pour la synthèse de matières protéiques nouvelles ou dégradés.

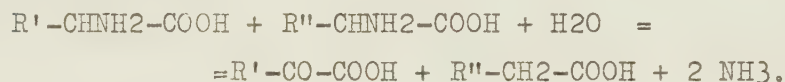
- par désamination oxydative



- par désamination désaturative (E. coli, Protéus vulg.)



- par désamination réductive (Clostridium).



Une certaine quantité de matières azotées est cependant mise en réserve sous forme organique dans le sol et constitue en partie l'humus.

L'azote ammoniacal lorsqu'il n'est pas utilisé directement est ensuite oxydé par les Bactéries nitreuses et les Bactéries nitriques, germes très spécialisés utilisant l'énergie produite pour réduire le gaz carbonique atmosphérique.

Quelques germes hétérotrophes, à côté de ces chimio-autotrophes, sont également capables de produire des nitrates à partir de l'ammoniac.

Le cycle de l'azote n'est cependant pas fermé et un très grand nombre de germes utilisent les nitrates comme source d'azote pour leurs synthèses organiques (nitrate assimilation).

C'est aux Bactéries dénitrifiantes que revient le rôle de restituer à l'atmosphère l'azote moléculaire gazeux. En culture pure on a isolé d'une part des hétérotrophes (ou organotrophes) divers assez mal définis et d'autre part des autotrophes (chimiotrophes) hautement spécialisés qui ont un pouvoir dénitrifiant incontestable :

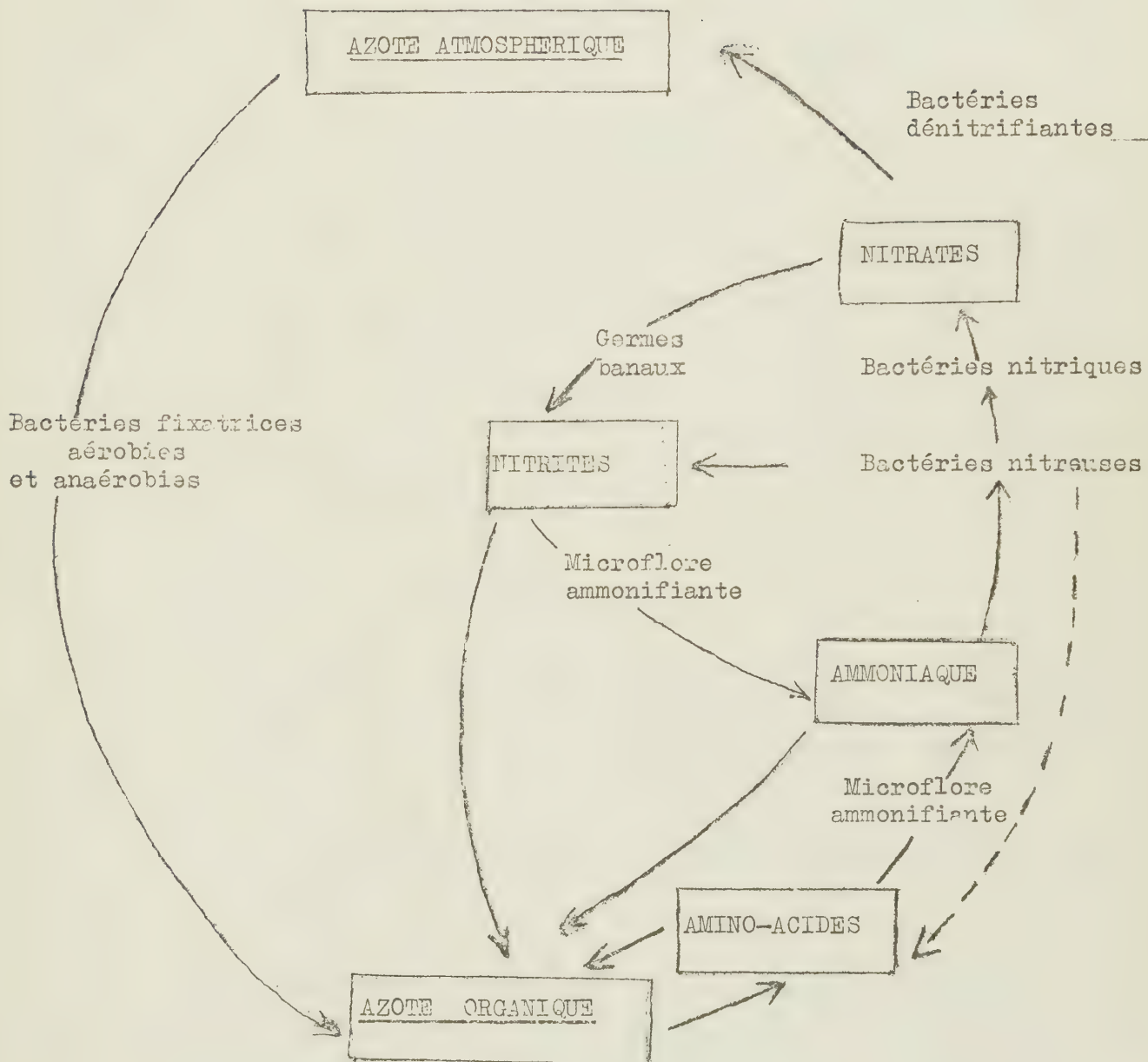
- *Thiobacillus denitrificans* réduit les nitrates en oxydant en anaérobiose divers composés minéraux soufrés
- *Hydrogénomonas agilis* oxyde l'hydrogène moléculaire
- *Sporovibrio ferroxydans* oxyde, en anaérobiose des sels ferreux

Le rôle exact de tous ces germes dans le sol est mal connu mais la dénitrification est une fonction régulière et puissante des sols normaux.

⌘ Vue d'ensemble sur le cycle de l'Azote : (Page 24).

Comme le représente la figure 2 le cycle de l'azote est entièrement fermé par les germes des sols ; il est équilibré et représente une fonction essentielle de la microflore tellurique. On peut même caractériser les sols par l'importance respective des fonctions d'ammonification d'une part et de dénitrification-nitrate assimilation d'autre part : les types pédologiques sont biologiquement spécialisés au niveau de la microflore du cycle de l'azote (D.LA-VERGNE. 1955).

Dans le milieu marin au contraire le cycle microbiologique de l'azote est encore très mal connu et il ne semble pas en tout cas qu'il y ait équilibre entre la synthèse d'azote organique, à partir d'azote libre gazeux, et la minéralisation des protides.



c - Cycle du soufre

D'un grand intérêt biologique quoiqu'il soit moins important que celui de l'azote, le cycle du soufre présente comme ce dernier un déterminisme bactérien majeur surtout à la phase de l'oxydation du soufre et à celle de la réduction des sulfates que l'on peut mettre respectivement en parallèle avec la nitrification et la dénitrification.

* Incorporation du soufre dans la Biosphère.

Pour la grande majorité des êtres vivants, le soufre n'est assimilable que sous la forme de sulfates. Or, le soufre juvénile d'origine volcanique est destiné à s'oxyder en sulfates que l'on retrouve dans les eaux, surtout celles de l'Océan, et secondairement dans les roches sédimentaires. Il s'agit là d'un cycle géochimique puissant mais lent ; il domine cependant le cycle géobiologique, plus discret mais plus rapide, qui est le fait de Bactéries des eaux, des boues et du sol. Le rôle de ces Bactéries est particulièrement net en milieu marin.

Les Bactéries sulfoxydantes sont :

- des germes chimiotrophes spécialisés comme les Thiobacillus (aérobies en général mais peu stricts selon E.J. FERGUSON WOOD 1958) ; les Sulfuraires (Thiorhodacées, anaérobies, et Chlorobactériales en majeure partie aérobies).
- des germes hétérotrophes non spécialisés comme divers Bacillus.

Leur action est contrebalancée par des Bactéries autotrophes spécialisées qui réduisent les sulfates et de nombreux autres composés soufrés oxydés, en sulfures. Elles croissent en principe en anaérobiose et l'espèce la plus représentative est Sporovibrio desulfuricans.

Quelques Clostridium peuvent aussi réduire les sulfates (A.R. PREVOT 1949). Certains Protéus et Pseudomonas peuvent s'attaquer aux thiosulfates.

* Minéralisation du soufre organique.

La décomposition du soufre organique en culture pure ou dans le sol sous l'action de nombreux micro-organismes a été très étudiée. En anaérobiose l'hydrogène sulfuré est le catabolite essentiel mais en aérobie des mercaptans et divers composés plus ou moins oxydés du soufre se forment également (H. de BARJAC 1952) ; H. de BARJAC & J. POCHON 1955.).

Le retour de l'hydrogène sulfuré au soufre est assuré par les Sulfuraires, comme nous l'avons vu ci-dessus :

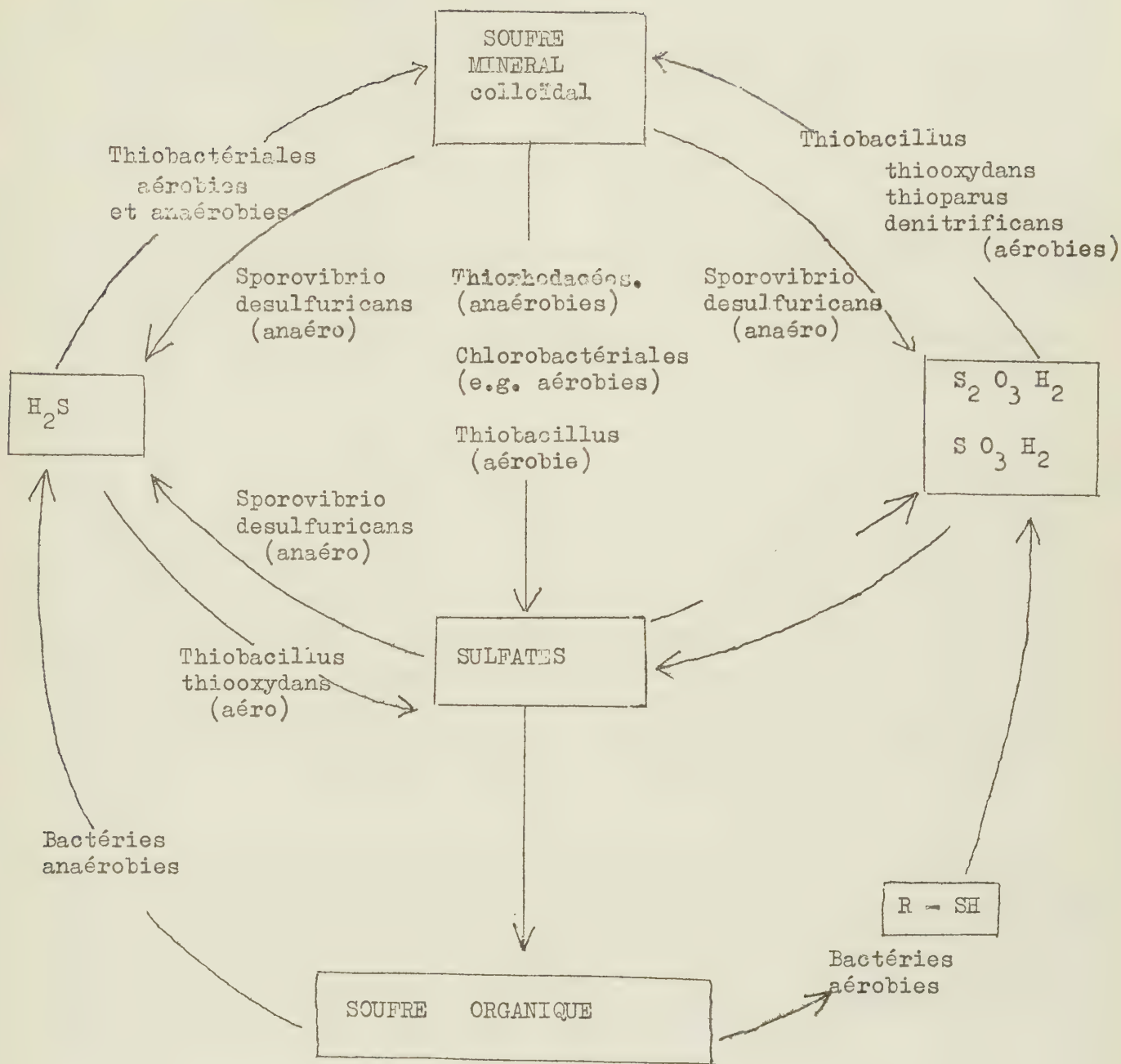
- Chlorobactériacées photosynthétiques
- Thiorhodacées photochimiosynthétiques
- Beggiatoacées (ou Leucobactériales) chiomiosynthétiques.

Les Thiobacillus interviennent dans l'oxydation des sulfures.

* Vue d'ensemble. (fig. 3). : Page 27

Très complexe, le cycle du soufre est cependant l'oeuvre d'un nombre restreint d'espèces microbiennes hautement spécialisées et largement répandues surtout dans les eaux. Leur action dépend étroitement des conditions ambiantes, malgré leur résistance à d'importantes variations du pH ou du rH.

Exception faite pour de nombreuses Thiobactériales chlorophylliennes les phénomènes d'oxydation se déroulent en aérobie, tandis que les phénomènes de réduction sont le fait d'anaérobies. Certaines espèces participent simultanément au cycle de l'azote (Sporovibrio, Thiobacillus, Thiobactériales).



d - Cycle du Fer.

L'influence des conditions physico-chimiques dans lesquelles le fer est utilisé par la Biosphère est encore plus nette que dans le cas du soufre.

En effet, la mobilisation biologique du fer comporte essentiellement sa solubilisation. Or, selon R.L. STARKEY & H.O. STEVENSON (1927), les Bactéries hétérotrophes banales agissant sur des substrats variés ont une influence majeure par l'intermédiaire des modifications du pH ou du potentiel d'oxydo-réduction qui se produisent du fait du métabolisme bactérien.

On connaît cependant des Bactéries ferroxydantes spécialisées, les Sidérobactéries, fréquentes dans les eaux. En milieu réducteur (présence de matières organiques) de pH assez bas pour que l'oxydation chimique spontanée soit ralentie, et en aérobiose, les Sidérobactéries oxydent le fer bivalent. Mais comme le pH le plus favorable à leur croissance est neutre, leur rôle écologique est discutable. Leur autotrophie est d'ailleurs loin d'être démontrée et il est certain que la plupart n'utilisent pas comme source principale d'énergie la réaction d'oxydation des sels ferreux

Par contre, en milieu anaérobie, se développe *Sporovibrio ferroxydans* qui réduit les nitrates pour oxyder le sulfate ferreux (J. POCHON & H. de BARJAC. 1954). Il existe une connection étroite entre ce phénomène et le cycle du soufre (association avec *Sporovibrio desulfuricans*). La présence de *S. ferroxydans* est courante dans les sols.

Inversement S.M. BROMFIELD a découvert en 1954 que de nombreux germes (*Bacillus circulans* et *B. polymyxa* par exemple) réduisaient, en anaérobiose, l'hydrate ferrique en présence d'un donateur d'hydrogène. Là encore, il s'agit de germes fréquents dans le sol, au niveau des horizons dits de "gley".

Quant au fer organique, il se trouve minéralisé par une multitude de germes organotrophes aéro ou anaérobies (formation fréquente de SFe par réduction simultanée du soufre).

En conclusion l'intervention des Bactéries dans le cycle du fer est un fait d'observation mais il est difficile d'évaluer clairement l'importance géobiologique de cette intervention.

Si la plupart des germes séparent aisément le fer des complexes organiques dans lesquels il est entré, par contre l'entrée du fer dans la Biosphère ne paraît pas dépendre étroitement de l'action des Bactéries ferroxydantes ou des Bactéries réductrices du fer. De très nombreux germes non spécialisés contribuent cependant à produire des composés ferrugineux minéraux solubles ou pseudosolubles utilisables par les êtres vivants.

e - Cycle du Phosphore

L'importance du phosphore pour les êtres vivants est évidente lorsqu'on considère son intervention dans les phosphorylations au cours des réactions enzymatiques et dans l'édification des nucléoprotéines ou des phosphatides.

Les phosphates insolubles présents dans le sol sont mobilisés par la respiration et les fermentations microbiennes (L. MEYER 1949), nouvel exemple de rapports, indirects cette fois entre deux cycles (carbone et phosphore).

Le phosphore organique est minéralisé par différents *Bacillus* en culture pure ; dans le sol ce pouvoir de minéralisation dépend du substrat phosphoré et du type pédologique. Certains auteurs affirment que la minéralisation par la voie microbienne est nécessaire à l'utilisation de phosphore par les Végétaux supérieurs et ils apportent comme argument que le rendement des récoltes est accru par inoculation des sols à l'aide de germes particulièrement actifs.

Dans la mer il existe une mobilisation biologique du phosphore qui a été démontrée par S.A. WAKSMAN. G.L. CAREY & W.H. REUSZER (1933) ; C.E. RENN (1937) ; C.E. ZOBELL (1946) notamment. La mise en liberté de phosphate soluble a été observée au cours de la réduction des sulfates par *Sporovibrio desulfuricans* (L.G.M. BAAS DECKING & M.MAC KAY. 1956).

Plus encore que dans le cas du fer il est néanmoins difficile malgré ces arguments de tracer un cycle bactérien précis du phosphore, nos connaissances restant assez vagues.

On peut toutefois signaler que bien que le cycle du phosphore paraisse dans le sol assez fermé, c'est-à-dire sans pertes appréciables par exportation ou fossilisation, il ne semble pas en être de même dans le milieu marin. Une concentration croissante en phosphates a été signalée dans les couches profondes de l'océan, d'où ils passent dans les sédiments bathyaux. Les aires continentales s'appauvriraient donc graduellement par exportation du phosphore (137×10^5 tonnes de phosphore seraient introduites annuellement dans la mer par les eaux douces). Le retour de phosphore aux continents étant presque 100 fois moins important, ce phénomène serait "le point faible du métabolisme de la Biosphère" (FLORKIN).

f - autres cycles

On sait que de nombreux éléments jouent, à l'état de traces un rôle important dans la Biosphère. Leur mobilisation par la microflore, en particulier dans le sol, leur participation à son métabolisme, leur retour enfin à l'état minéral ne font aucun doute. Cependant on ne connaît que quelques unes des étapes qui sont parcourues.

Le potassium serait arraché aux aluminosilicates par des Sili-cobactéries (N.E. MICHOUSTINE 1956).

Le manganèse subirait un cycle très voisin de celui du fer et R.L. STARKEY (1955) estime possible la découverte de Bactéries mangano-oxydantes autotrophes.

Le bore, indispensable à la microflore tellurique entrerait dans un cycle biologique où son intervention permet notamment la fixation de l'azote.

Le molybdène intervient dans la fixation de l'azote et l'utilisation des nitrates.

On soupçonne enfin l'existence de cycles du zinc, du cobalt et du cuivre.

2 - Cycles géobiologiques mixtes.

A l'exception du cycle de l'azote, aucun des cycles strictement bactériens qui ont été décrits ne possède une ampleur suffisante pour assurer le métabolisme d'une masse de matière comparable à celle de la Biosphère actuelle. En réalité, les autres êtres vivants viennent compléter l'action des Bactéries.

Ce sont tout d'abord, parmi les micro-organismes, les Champignons et les Actinomycètes d'une part, et les Algues uni-cellulaires de l'autre.

Ces dernières jouent un rôle capital dans les eaux (présence exclusive dans les 98 % de la surface océanique selon T. BRAARUD. 1955) et même dans le sol, car leur photo-autotrophie permet la synthèse d'énormes quantités de substances organiques ternaires. Celles-ci équilibrent le cycle du carbone en comblant le déficit qui résulte de la faiblesse de l'anabolisme bactérien autotrophe.

Elles interviennent puissamment dans les autres cycles, même celui de l'azote (Nostocacées).

Quant aux Végétaux supérieurs, en grande majorité photo-auto-trophes ils contribuent à renforcer l'anabolisme glucidique et protéique et ils assurent, avec les Algues, la régénération perpétuelle de l'oxygène atmosphérique (cycle de l'oxygène).

L'importance des différents cycles varie suivant le champ de la Biosphère que l'on étudie et nous avons déjà vu que RILEY estime que 85 % du carbone organique formé prend naissance dans les océans. Mais ces derniers dépendent étroitement, en ce qui concerne le cycle de l'azote des apports de nitrates continentaux. Un équilibre associant le rythme des cycles du carbone et de l'azote se produit donc entre ces deux grands secteurs de la Biosphère.

Au contraire s'il est vrai que les océans mettent les phosphates en réserve, ce fait doit freiner notablement le développement de la Biosphère.

Autrement dit, l'ensemble de la Biosphère est soumis à la loi du minimum : c'est le cycle géobiologique dont le rendement matériel est le moins bon qui commandera la réalisation de tous les autres.

Ce que nous entendons par rendement matériel inclut l'intervention de deux phénomènes différents : la vitesse à laquelle se déroulent les cycles, et les pertes ou encore fossilisation de matière biologiquement utilisable.

En ce qui concerne la vitesse, comme le fait remarquer L. PLANTEFOL (1957), même si un cycle géobiologique ne porte que sur une fraction relativement infime de matière, son rôle sera capital si la vitesse du cycle est très grande. Au sujet du carbone, si l'on considérait le gaz carbonique atmosphérique comme la seule source disponible à l'égard de la Biosphère en un instant donné, il devrait passer à travers elle cinq fois par an, puisque l'air en contient $2 \cdot 10^{12}$ t et la matière vivante au moins 10^{13} tonnes. En fait, d'après VERNADSKY cette évaluation est très inférieure à la réalité et le carbone minéral de l'atmosphère

et des océans passerait des dizaines de fois dans la matière vivante en une année, car il y a équivalence quantitative entre le carbone minéral disponible et le carbone fixé par les organismes.

En ce qui concerne les pertes, autrement dit la fossilisation de matière utilisable par la Biosphère, c'est en réalité un mécanisme de régulation qui équivaut pour l'ensemble du monde vivant à la constitution des réserves chez les êtres vivants pris isolément. Dans le cycle du carbone, ces pertes sont très importantes : formation des matières humiques dans les sols, disponibles à court terme, formation de roches combustibles (2.10^{13} tonnes en réserve), disponibles à long terme seulement, formation des roches calcaires (3.10^{16} tonnes).

A côté du cycle vital de courte durée, se place donc un cycle géochimique de formation et de mobilisation des réserves de carbone beaucoup plus lent.

Les micro-organismes et tout particulièrement les Bactéries ne sont pas sans intervenir dans ce cycle géochimique lent.

La formation des houilles et des hydro-carbures liquides, la précipitation du carbonate de chaux dans les océans, font intervenir dans la plupart des cas des actions biologiques et particulièrement microbiologiques. Il en est de même pour la décomposition des carbonates, notamment dans les sols, qu'elle soit directe ou indirecte (par l'intermédiaire du gaz carbonique biogène). Par contre la mobilisation des réserves emmagasinées dans l'écorce sous forme de roches combustibles est surtout due à des phénomènes physico-chimiques d'oxydation. Il est vrai que ceux-ci demandent en général de l'oxygène gazeux, produit par la photosynthèse, à raison de la 10.000ème partie de l'oxygène total contenu dans l'écorce terrestre.

Les Animaux peuvent être considérés sur le plan géobiologique comme des parasites venus s'installer sur les cycles. Ils interviennent

d'abord, comme tous les êtres vivants, en produisant du gaz carbonique au cours de leur métabolisme. D'autre part, ils jouent un rôle dans l'accélération des cycles géobiologiques par suite de la générale brièveté de leur existence. Leurs cadavres fournissent aux Bactéries une importante quantité de matière à minéraliser, ainsi que leurs déjections. Là encore du gaz carbonique sera restitué à l'atmosphère, par les fermentations.

Dans la minéralisation des substances organiques animales et végétales les Bactéries hétérotrophes trouvent un immense champ d'action. Les composés organiques ternaires sont attaqués en aérobiose par une foule de germes produisant dans un premier temps des acides organiques, puis, en fin de réaction, du gaz carbonique.

L'amidon, les pectines, les hémicelluloses sont décomposées par des germes assez peu spécialisés, tandis que la dégradation de la cellulose, beaucoup plus lente, s'opère par des processus divers qui sont en général l'oeuvre de micro-organismes nettement spécialisés.

En aérobiose des Champignons hydrolysent la cellulose en formant des glucides encore assez polymérisés, tandis que des Bactéries (Cytophaga) décomposent complètement les molécules polyosidiques de cellulose, mais pour reconstituer avec leurs débris une substance gommeuse du type des polyuronides.

En anaérobiose, des Clostridium produisent à partir de la cellulose des acides organiques et des gaz ; diverses espèces des genres Terminosporus et Endosporus sont également cellulolytiques.

La lignine, très difficilement attaquée par des Champignons et des Bactéries aérobies (Pseudomonas) deviendra un des constituants les plus importants de certains humus, dont la minéralisation lente est assurée par la microflore "humivore" des sols, mal définie. Les lipides et les cires sont la proie d'aérobies divers (Staphylocoques,

Entérobactéries, Pseudomonas, Aerobacter, Protéus) et surtout d'anaérobies (Clostridium).

Les composés organiques quaternaires produisent après désamination oxydative par exemple, des acides aminés, des acides cétoniques, que de nombreux micro-organismes utilisent en les oxydant en gaz carbonique.

Ainsi la puissance minéralisatrice des Bactéries principalement équilibre l'action anabolique de la photosynthèse chlorophyllienne ou celle des micro-organismes fixateurs d'azote.

Pour terminer cette étude sommaire des cycles géobiologiques il faudrait essayer de rendre à la notion de Biosphère cette unité qu'elle semble perdre un peu lorsqu'on en démonte les rouages. En fait l'opération d'analyse à laquelle il a été procédé était indispensable pour l'exposition des faits, mais elle est à la fois arbitraire et artificielle.

Tous les cycles géobiologiques sont étroitement interdépendants, non seulement en vertu de la loi du minimum, mais aussi par suite des corrélations multiples qui relient étroitement certaines fonctions biochimiques. Sans vouloir multiplier les exemples, qui sont d'ailleurs apparus au cours de l'exposé précédent, on rappellera simplement :

- deux aspects des liens étroits des cycles du carbone et de l'azote : la liaison entre l'anabolisme protéique et la photosynthèse des glucides chez les Végétaux chlorophylliens ; les besoins en glucides des Bactéries fixatrices d'azote.
- les rapports étroits entre les cycles des oligo-éléments et les cycles majeurs au niveau des systèmes enzymatiques cellulaires par exemple
- l'ambivalence de certains êtres vivants qui participent simultanément à plusieurs cycles d'une manière hautement spécialisée

Thiobacillus denitrificans (soufre, azote et carbone)

Sporovibrio ferroxydans (soufre, fer et azote)

Thiobactériales (carbones, soufre, azote)

Bactéries chimiotrophes en général....

- L'interférence ou intervention indirecte comme par exemple la mobilisation du phosphore dans la réduction des sulfates ou par production de gaz carbonique.

CONSEQUENCES GEOBIOLOGIQUES DES RAPPORTS ENTRE

LES BACTERIES ET LES AUTRES ETRES VIVANTS.

A l'échelle individuelle, les êtres vivants sont encore moins indépendants les uns des autres qu'à l'échelle mondiale et leurs rapports ont indirectement des conséquences appréciables sur la totalité de la Biosphère, et sur le globe terrestre lui-même.

De plus en plus l'Homme se rend compte que la protection de la Nature et en particulier des sols devient pour lui une nécessité impérieuse. On craint de plus en plus la pollution industrielle de l'atmosphère et des eaux douces ou océaniques par des déchets chimiques parfois radioactifs qui menacent de rompre l'équilibre naturel des cycles géobiologiques.

Malgré l'importance de ce sujet, et justement à cause de l'ampleur des problèmes qu'il soulève, nous nous proposons de limiter notre exposé à certains aspects des rapports entre les Bactéries et les autres êtres vivants :

- l'existence des Bactéries pathogènes
- l'existence d'associations entre Bactéries et divers organismes, bénéficiant, entre certaines limites, aux deux parties.

Nous essayerons de montrer quelles sont les conséquences géobiologiques de ces deux types fondamentaux de relations.

1 - Les Bactéries pathogènes dans les cycles géobiologiques.

C'est pour un médecin, habitué à voir dans les Bactéries les agents d'un grand nombre de maladies infectieuses, un sujet d'étonnement que de constater quelle place infime tiennent ces espèces parasites non seulement en regard de l'ensemble des micro-organismes non pathogènes mais surtout à l'échelle des cycles géobiologiques. Sommairement, on peut assigner aux organismes pathogènes le rôle de freiner la pullulation des Etres organisés animaux ou végétaux.

Il est probable que leur action a pu avoir des effets écologiques importants, en particulier dans le domaine du renouvellement des faunes et des flores locales, décimées périodiquement mais toujours remplacées ensuite par des espèces résistant aux parasites.

Toutefois on n'a de preuves certaines de l'existence d'épidémies catastrophiques qu'en ce qui concerne les populations animales et spécialement les populations terrestres. En milieu marin de pareilles dévastations ne semblent pas être le fait de Bactéries mais de Protozoaires ou de virus (E.J. FERGUSON WOOD 1958).

Du côté des peuplements végétaux naturels aucun cas de destruction massive n'est établi de façon sûre.

Par conséquent l'action des micro-organismes pathogènes apparaît sur le plan mondial comme un simple épisode contribuant peut être à accélérer de façon temporaire les phénomènes qui aboutissent dans les cycles géobiologiques à la minéralisation.

En admettant que cette accélération ait pu se produire, elle a été immédiatement compensée en sens inverse par une prolifération consécutive de nouveaux organismes.

On sait en effet que toute épidémie parvenue à son point culminant décroît très vite en raison de l'apparition d'une immunité active chez les populations animales antérieurement sensibles.

En ce qui concerne les Végétaux, il faut noter que ce sont les peuplements monospécifiques créés par l'Homme pour subvenir à ses besoins qui paraissent les plus fragiles vis-à-vis des agents pathogènes. Dans une population végétale spontanée, l'élimination des espèces ou des variétés sensibles n'est qu'un des aspects de la sélection naturelle.

Il n'existe donc ni pour les Animaux ni pour les Végétaux de territoire durablement contaminé par des micro-organismes pathogènes, contrairement aux croyances anciennes suivant lesquelles le sol, par exemple, pouvait représenter le réservoir inépuisable de toutes les maladies infectieuses.

Il est bien connu aujourd'hui que non seulement il n'en est rien mais que, bien plus, l'inhumation des cadavres, l'épandage des eaux polluées sur le sol ou leur évacuation dans la mer, assurent la destruction ou l'inactivation des germes pathogènes.

Les exceptions sont rarissimes : tétanos, gangrène gazeuse, botulisme charbon, actinomycose sont les plus classiques. Il est d'ailleurs notable que la plupart des germes réfractaires à la destruction soient des microbes capables de sporuler, survivant ainsi à l'état de vie latente.

Il ne sera pas question ici des très nombreuses études consacrées à suivre et à expliquer la disparition des germes pathogènes dans le sol et dans les eaux. Citons cependant quelques unes des plus récentes : H. REPLOH & G. GANGEL (1958) ; N. BALICKA & J. SOBIESZCZANSKI (1957) ; Th. BECK, R. ROSCHENTHALER & H. POSCHENRIEDER (1959).

Elles ont porté surtout sur des Salmonelles, Escherichia coli, ainsi que sur Welchia perfringens dont on étudiait la résistance dans le sol en fonction de sa structure physique et du rythme des apports de germes.

- que les antibiotiques sont exceptionnellement stables dans les sols normaux en raison de leur adsorption sur les colloïdes argileux, de leur fragilité au delà de certaines limites de pH ou de rH, et de leur consommation par des micro-organismes banaux spontanément résistants. PRAMER & STARKEY ont montré qu'un *Pseudomonas* peut utiliser la streptomycine comme seule source de carbone.
- que la dominance des germes doués de pouvoir antibiotique n'est pas, dans le sol, un fait d'observation.

En réalité ces arguments ne ruinent pas la thèse à laquelle ils s'opposent.

Comme le remarque D. GOTTLIEB (1954) plus on utilise de souches-tests pour déterminer l'activité antibiotique de germes isolés du sol, plus le nombre de germes actifs paraît augmenter. Il indique que parmi les souches actives un très grand nombre n'a pas été étudié soit que leur action ait paru faible, soit qu'elle se soit révélée comme trop étroitement spécifique, soit que les propriétés thérapeutiques n'aient pas paru intéressantes.

Il est donc possible selon A.G. LOCHHEAD & G.B. LANDERKIN (1949) qu'il existe dans le sol un ensemble extrêmement complexe d'interactions. Par exemple un germe A inhiberait un germe B qui agirait sur un germe C inhibant à son tour le germe A.

D'autre part, l'inoculation de souches antibiotiques dans un sol naturel non enrichi n'a pas donné que des résultats négatifs. Divers auteurs ont pu mettre en évidence dans ce cas la formation des substances antibiotiques correspondantes (K.F. GREGORY & O.N. ALLEN & A.J. RIKER & W.H. PETERSEN, 1952. J.M. WRIGHT, 1952. D.G. HESSAYON. 1953).

Par contre la mise en évidence de l'imprégnation d'un sol par un antibiotique dans les conditions naturelles n'a jamais pu être démontrée. On ne saurait s'en étonner si l'on considère qu'elle ne pourrait

l'être que de façon écologique, c'est-à-dire en respectant l'équilibre naturel de la microflore autochtone. Le processus de synthèse des antibiotiques étant un phénomène extrêmement sensible aux conditions dans lesquelles cultive la souche active, il est à peu près certain que ces conditions ne seront jamais réalisées naturellement dans la totalité d'un sol, mais seulement au niveau de "micro-loci".

Il s'agirait donc, dans les conditions écologiques, d'un phénomène naturel très limité en ce qui concerne la diffusion de la substance active qui ne se produirait qu'à l'échelle microscopique.

Enfin, le fait que les antibiotiques, s'ils sont produits normalement par certains germes dans le sol, soient adsorbés par les colloïdes argileux n'a pas forcément une signification péjorative quant aux possibilités d'action de ces antibiotiques. Bien au contraire des observations directes et des considérations indirectes (stabilité de la microstructure des sols D. LAVERGNE. 1954) ont montré que ces colloïdes adsorbaient également les germes du sol, que ceux-ci soient autochtones ou introduits artificiellement (D. LAVERGNE & J. AUGIER 1955). Dans ces conditions de hautes concentrations en substances inhibitrices pourraient se produire au niveau des particules du sol les plus ténues. Ce fait pourrait expliquer la haute activité dont font preuve les sols à éléments fins dans la destruction des germes pathogènes que ces éléments fins adsorbent électivement et mettent sans doute en présence d'antibiotiques produits par la microflore autochtone.

Pour vérifier cette hypothèse, il faudra utiliser des méthodes adéquates, s'inspirant davantage des techniques usuelles en Microbiologie du sol que de celles qu'on emploie en Bactériologie générale. Ceci illustre bien en tout cas les divergences qui existent entre les buts et les méthodes des bactériologistes suivant qu'ils s'intéressent plus spécialement ou non aux espèces pathogènes.

Pour conclure, il faut souligner qu'il existe entre le monde des micro-organismes pathogènes et les autres êtres vivants un équilibre qui dépend d'une régulation écologique à double sens :

- l'action des pathogènes ralentit la prolifération des autres espèces animales et végétales
- l'inhibition des pathogènes par les réactions immunitaires ou par leur destruction dans la nature limite leur extension.

Il est intéressant de noter que cet équilibre est sur le point d'être rompu. Les progrès de l'Hygiène entraînent une prolifération fantastique des populations humaines et des troupeaux domestiques à tel point que la production végétale des continents n'est plus suffisante. Pour lutter contre la disette l'Homme met en oeuvre des méthodes qui ont souvent modifié l'équilibre naturel des sols et de la végétation. Il n'est pas impossible que cela soit un des plus importants facteurs de l'extension des maladies des plantes. Leurs maladies microbiennes, en particulier, jadis à peine soupçonnées, causent aux cultures des dégâts de plus en plus graves. Les maîtrisant au prix d'un immense effort, l'Homme tourne déjà ses regards vers une forme inédite de culture, celle des Algues de l'eau douce ou de la mer.

On peut prévoir qu'à cette domestication s'opposeront des foules insoupçonnées de microscopiques ennemis.

2 - Les associations symbiotiques dans les cycles géobiologiques

Deux types de relations symbiotiques existent entre des Bactéries et d'autres êtres vivants :

- avec cohabitation directe à l'échelle cellulaire
- sans cohabitation directe.

On peut restreindre le sens du mot symbiose au premier type d'association à condition d'utiliser pour caractériser le second le mot de

métabolicse comme le font L.G.M. BAAS BECKING. E.J.F. WOOD & I.R. KAPLAN (1957).

a - symbiose proprement dite.

Dès 1888 M.W. BEIJERINCK isolait à partir des nodosités des Légumineuses, un bacille vivant en symbiose dans les cellules des plantes de cette famille. Cette découverte a provoqué une somme de recherches d'une ampleur extraordinaire.

On sait actuellement que les Rhizobium subissent au cours de l'infestation de l'hôte un cycle évolutif morphologique complexe avec modifications de la structure cytologique ; on les a cultivés in vitro sur divers milieux nutritifs ; on a étudié leur métabolisme avec une grande précision ; on a déterminé leur structure antigénique ; on a mis en évidence l'existence de Rhizobiophages.

En ce qui concerne les rapports entre l'hôte et le symbiote, ils sont commandés par deux propriétés que les diverses souches de Rhizobium possèdent à un degré variable :

- l'infectivité ou pouvoir de nodulation
- l'efficiencce ou pouvoir de fixation symbiotique de l'azote.

Alors que la première propriété dépend en grande partie de la réaction de l'hôte, la seconde paraît être liée du degré de coordination biologique qui s'établit entre les deux associés.

L'efficiencce ne paraît pas être un caractère racial immuable du microbe et elle présente des variations brusques qu'on peut assimiler à des mutations.

On reconnaît les nodules efficients à des caractères morphologiques particuliers qui témoignent de l'importance de la réaction de l'hôte

au cours de l'infestation, sans qu'il y ait d'ailleurs de rapport direct avec le pouvoir de nodulation.

D'autre part, les nodules efficients contiennent de façon constante un pigment, la leghémoglobine, dont l'abondance est proportionnelle au taux de fixation de l'azote.

Ces faits ont été éclairés par les études génétiques de P.S. NUTMAN (1946-1954). Selon celui-ci ce n'est pas l'addition des propriétés de l'hôte et du symbiote qui détermine l'efficacité, mais un conditionnement mutuel de nature génétique. La nodosité de Légumineuse qui héberge le Rhizobium devient donc une sorte d'unité biologique absolument originale.

L'importance de la fixation symbiotique d'azote est considérable. Certains auteurs estiment que le rôle des Rhizobium est bien plus important que celui des fixateurs libres. Selon J.C. LIPMAN & A.B. CONYBEARE (1936) le total d'azote fixé symbiotiquement dans les champs cultivés des U.S.A. peut être évalué par an à 5 millions de tonnes soit 50 % de l'azote total fixé par des micro-organismes. Dans le cas des sols non cultivés, il est difficile d'assigner aux Rhizobiums une aussi grande importance.

On peut remarquer en effet d'une part que les Légumineuses sont loin d'être des espèces dominantes de la flore spontanée et d'autre part que les Bactéries libres comme les Clostridium abondent dans tous les sols de pH plus ou moins acide qui couvrent d'énormes étendues.

En somme la fonction fixatrice des nodosités à Rhizobium ne doit être ni minimisée ni exaltée, et nous retiendrons surtout que sa signification géobiologique est particulièrement intéressante.

Contribuant à assurer l'entrée de l'azote dans la Biosphère, elle établit l'existence de liaisons biologiques directes entre le cycle

de l'azote et ce chaînon **majeur** du cycle du carbone qu'est la photosynthèse des organismes chlorophylliens.

b - métabiose

Il s'agit d'un type d'association symbiotique beaucoup moins strict puisqu'il n'y a plus cohabitation à l'échelle cellulaire. En principe plus facile à étudier ce phénomène sera par contre plus difficile à établir de façon indiscutable.

On utilisera le terme de métabiose ou de symbiose au sens large chaque fois qu'il existera entre divers organismes un lien impliquant sur le plan biologique une entraide physiologique inéluctable dans les conditions naturelles.

C'est ce qui se produit dans le sol au niveau du système racinaire des plantes ; il s'y développe des échanges mutuels entre les racines et la microflore tellurique environnante qui équivaut à une solidarité de fait. Ce système symbiotique lâche a reçu le nom de rhizosphère.

On peut en concevoir deux types différents :

- la rhizosphère individuelle de chaque plante
- la rhizosphère de groupe accompagnant des associations de plantes, autrement dit sociorhizosphère (D. LAVERGNE).

Nous allons examiner successivement les arguments que l'on peut apporter en faveur de l'existence de ces deux formes de métabiose.

§ caractères de la symbiose au niveau de la rhizosphère individuelle.

Il existe autour du système racinaire d'une plante une zone de stimulation de la microflore. On décèle cet "effet rhizosphère" soit par l'augmentation de la production de gaz carbonique soit par la numération

des germes du sol, comparativement à un sol témoin.

L'effet rhizosphère dépend de l'espèce végétale étudiée, de son stade de développement, du type pédologique du sol, et de la distance qui sépare le prélèvement effectué de l'appareil racinaire.

En présence de ce phénomène trois questions se posent :

- les germes stimulés sont-ils spécifiques ou la micro-population reste-t-elle semblable à celle du sol témoin ?
- comment l'activité des germes se trouve-t-elle influencée ?
- quel est le degré de dépendance des germes vis-à-vis de la plante et y a-t-il réciprocité ?

Sur le premier point nos connaissances manquent de précision en raison de l'insuffisance de la systématique.

De nombreux travaux ont cependant montré que la microflore présentait au niveau de la rhizosphère des caractères morphologiques et taxonomiques particuliers :

stimulation élective des Bactéries

inhibition des cocci et surtout des bacilles sporulés d'où dominance relative des germes en bâtonnets GRAM -.

fréquence remarquable des genres *Pseudomonas*, *Xanthomonas*, *Clostridium* et *Bacillus*.

Les associations microbiennes fonctionnelles qui assurent les processus vitaux du sol, son métabolisme, réagissent de façon variée (H. KATZNELSON 1946) :

stimulation des fixateurs d'azote et des cellulolytiques
stimulation des dénitrifiants et des ammonifiants

inhibition des Azotobacter
des cellulolytiques aérobies
des amylolytiques
à certains stades du développement des plantes.

Le pouvoir de synthèse des germes isolés de la rhizosphère est, par rapport à celui des germes du sol témoin, considérablement modifié (A.G. LOCHHEAD et son école).

Le pourcentage des germes ayant besoin d'acides aminés augmente mais celui des germes demandant des facteurs de croissance diminue.

Le premier phénomène est en rapport avec l'excrétion d'acides aminés par les racines. Ceci a été mis en évidence de façon biologique par LOCHHEAD, par l'emploi de la chromatographie, par la réalisation de rhizosphères artificielles (incorporation au sol de liquides stériles provenant de cultures hydroponiques de Blé. J. RIVIERE 1958).

Le second phénomène serait une conséquence de la modification de l'équilibre de la microflore en faveur de la partie de la micro-population qui absorbe les acides aminés provenant des plantes ; ce sont en effet des germes à pouvoir de synthèse élevé en ce qui concerne l'élaboration des facteurs de croissance (F.D. COOK & A.G. LOCHHEAD 1959).

L'action des plantes sur les micro-organismes s'exerce également par modification du milieu et de façon plus directe par excrétion de substances inhibitrices : J. POCHON & H. de BARJAC ont montré en 1958 que le Maïs produit un facteur anti-Azotobacter. Plusieurs antibiotiques ont pu être isolés à partir de divers Végétaux supérieurs et d'une façon plus générale la question des plantes phytotoxiques apparaît comme fort complexe (L. GUYOT 1954).

F. BUKATSCH (1954) indique que de nombreuses souches d'*Azotobacter*, isolées de diverses rhizosphères présentent des adaptations métaboliques

particulières (activité respiratoire, production de deshydrase, de catalase, pH optimum, pouvoir fixateur).

De leur côté les micro-organismes influencent la croissance des plantes indirectement en modifiant la structure du sol, en minéralisant diverses substances organiques, en solubilisant certaines substances minérales (phosphates, calcaire) ou directement en produisant des facteurs de croissance (action auxinique des *Azotobacter*).

Cet ensemble de relations, détermine des équilibres assez délicats et un retentissement peut se produire sur la résistance des plantes aux infections pathogènes comme M.I. TIMONIN l'a par exemple montré en 1940 en constatant des différences entre l'effet rhizosphère de variétés sensibles et de variétés résistantes de Tabac et de Lin.

On ne peut donc nier qu'il existe une dépendance entre les partenaires associés dans le système rhizosphérique, car si les germes recherchent autour de la plante des substances nutritives indispensables, par contre diverses maladies voire même l'impossibilité de la croissance (échecs de reboisements dans les sols de prairie américains) traduisent la nécessité pour la plante de rencontrer un environnement microbien favorable.

Il n'est donc pas excessif de dire que l'effet rhizosphère correspond à une association symbiotique au sens large du mot, puisqu'il y a spécificité relative de la microflore, modification de l'activité métabolique des germes qui s'adaptent à l'association, et interdépendance des micro-organismes et de la plante à un degré assez élevé.

L'existence de ce phénomène de métabiose justifie la constatation que font les pédologues lorsqu'ils remarquent que "la plante crée son sol".

Si l'on ne peut évidemment inverser cette proposition il n'est du moins pas hasardeux d'ajouter que l'action des micro-organismes sur la plante est un des facteurs importants de la réussite de la végétation.

§ mise en évidence d'une rhizosphère de groupe.

Les phytosociologues enseignent que dans la végétation spontanée d'un lieu, les plantes entretiennent entre elles des rapports individuels déterminant un équilibre de la composition floristique que l'on peut définir statistiquement.

Au niveau d'une station écologique donnée, c'est-à-dire d'un ensemble formé par une association végétale définie et par un sol pédologiquement déterminé, en accord avec le climat ambiant, l'interpénétration des rhizosphères devrait donc engendrer un effet de groupe qu'on peut dénommer socio rhizosphère.

Or, lorsqu'on étudie les fonctions métaboliques de la microflore des sols naturels, on constate qu'elles se réalisent quantitativement et qualitativement selon des modalités diverses. Ces modalités constituent ce que nous appelons le type d'activité microbiologique du sol ou pédobiotype.

Dans un nombre de cas important (80 % au moins) il a été possible de reconnaître que ce pédobiotype était spécifique de la station écologique étudiée. (D. LAVERCNE 1956).

Ce résultat ne peut toutefois être interprété comme un argument en faveur de l'effet sociorhizosphère que si l'on précise la nature des rapports existant entre la microflore, le sol et la végétation. Il fallait pour cela déterminer de quelle manière s'établit le type d'activité microbiologique.

Heureusement des méthodes pédologiques et phytosociologiques permettent de reconstituer, dans une aire délimitée judicieusement, l'évolution naturelle des stations.

Un cas de cette nature a été étudié, entre autres, par D. LAVERGNE en 1956 - 1957 - 1958.

Il s'agit de la forêt de Grésaigne (Tarn), où les principales étapes de l'évolution des stations se présentent de la façon suivante :

- 1 - sur roche-mère silico-alumineuse neutre ou même légèrement alcaline il y a formation d'un sol brun jeune.

Vis-à-vis des divers groupements pionniers qui colonisent ce type de sol, la microflore ne paraît pas présenter une grande spécificité. Cependant, dans l'ensemble des échantillons les Bactéries et les Actinomycètes sont particulièrement abondants et l'activité dénitrifiante ainsi que l'activité ammonifiante sont considérables.

L'humus formé est abondant et le taux du carbone organique (12 g. pour 100 g. de sol sec) est très élevé.

Les acides humiques gris sont synthétisés en quantité importante (20 % de l'humus extractible).

- 2 - Les sols bruns évoluent vers le sol brun lessivé. La végétation a atteint le stade arborescent et forme une Chênaie sessiliflore avec diverses variantes de détail ; cette association végétale s'accommode bien du pH bas qui résulte du lessivage des bases dans le profil pédologique.

La microflore est riche en Champignons et en Bacilles sporulés (35 à 50 % de la micropopulation). Tout autant que son activité relativement faible, cette composition microfloristique est nettement spécifique, c'est-à-dire caractéristique de l'association végétale correspondante à l'intérieur et à l'extérieur de la zone étudiée ici.

L'humus formé renferme moins d'acides humiques gris (10 % de l'humus extractible) ce qui fragilise la structure du sol. Le taux du carbone organique a sensiblement diminué (7 % en moyenne) de telle sorte que l'accumulation des réserves humiques se trouve en équilibre avec leur consommation par une microflore faiblement active, dans les conditions normales.

- 3 - Au niveau des stations ensoleillées, sur le rebord méridional des plateaux où elle prospère, la Chênaie sessiliflore se régénère difficilement et le sol tend à se dégrader.

Cet événement se traduit précocément par une réaction de la microflore que des coupes forestières peuvent faciliter en augmentant brusquement l'ensoleillement.

A de pareils endroits la consommation des matières humiques brûle rapidement les réserves avec apparition d'une abondante micropopulation non spécifique vis-à-vis de la végétation.

Dans les sols dégradés, la microflore n'est plus aussi riche que la précédente en Champignons et en Bacilles sporulés. La rapidité des fonctions métaboliques du sol s'accroît, mais un changement d'orientation se produit dans la nature des synthèses humiques. A nouveau on trouve jusqu'à 20 % de l'humus total sous forme d'humus gris.

Une association végétale nouvelle supportant ces conditions pédologiques et écologiques tend à s'installer. C'est la Chênaie à Chêne pubescent. Un type d'activité microbiologique spécialisé caractéristique de cette association à l'intérieur de la Grésigne et sur ses abords peut alors être observé.

- 4 - En raison des particularités de la topographie, les franges les plus méridionales de ces stations subissent une forte érosion du fait du ruissellement sur les pentes. Les sols sont alors tronqués ou même disparaissent.

Une végétation de broussailles basses colonise les pentes et maintient ce qui reste éventuellement du sol.

Si on compare l'activité microbiologique des horizons profonds d'un sol brun lessivé normal, à celle des sols érodés, on constate qu'un sol neuf se reconstitue sur ces derniers, mais qu'il diffère sur le plan biologique des sols neufs formés directement sur la roche-mère.

Dans ce type de sol, la microflore est riche en Actinomycètes (25 % du total des germes) relativement peu sensibles à l'acidité du substratum. La dénitrification est puissante et rapide mais l'ammonification reste semblable à celle qui se déroule dans l'horizon profond du sol brun lessivé.

L'activité microbiologique ne s'accompagne pas de la mise en réserves de quantités importantes d'humus ; les acides humiques gris sont relativement abondants, ce qui est un facteur favorable quant aux possibilités de reconstitution complète du sol.

Malgré l'insuffisance des termes de comparaison, il ne semble pas que ce type d'activité de la microflore soit spécifique d'une association végétale bien déterminée.

En somme l'analyse microbiologique du sol a permis de déceler deux groupes de stations :

- celles où l'évolution est rapide présentent une microflore principalement adaptée aux conditions pédologiques et climatiques locales ; son activité ne

paraît pas liée de façon spécifique à telle ou telle association végétale.

- celles où l'évolution est lente ; des rapports plus étroits paraissent s'établir alors entre la végétation et la microflore dont l'activité devient spécifique de l'association végétale envisagée.

Bien qu'il soit impossible de prétendre que de pareils résultats nous donnent la preuve de l'existence, dans le second cas, d'un effet sociorhizosphère, nous soulignerons cependant que la place des micro-organismes apparaît comme très comparable à celle qu'ils tiennent dans la rhizosphère classique :

- les stades évolutifs de la végétation correspondent à des microflores différentes, assez homogènes sur la plupart des échantillons de sol provenant d'un type de station déterminé. On retrouve à l'échelle du groupe d'espèces ce qui existe au niveau de l'individu. Il y a peut être là pourtant en germe un certain désaccord entre la notion phytosociologique de groupe et la notion biologique, puisque certaines microflores paraissent liées davantage à des formes biologiques de groupes qu'à des associations végétales proprement dites.
- l'activité des germes se trouve influencée puisqu'elle décroît des stades initiaux aux stades terminaux de l'évolution puisqu'elle est caractérisée à chaque stade par un type d'activité particulier, aboutissant à la constitution de réserves humiques dont la composition est en rapport également avec chacun de ces stades.

-- par l'intermédiaire de son activité biologique et de l'humus formé, la microflore contrôle la stabilité du sol, les réserves nutritives locales et par voie de conséquence la croissance des végétaux donc le potentiel évolutif local. Elle réagit donc sur le milieu ambiant qui conditionne lui-même sa présence.

C'est ainsi que petit à petit va pouvoir s'établir un équilibre durable, une phase de stabilité, que phytosociologues et pédologues qualifient de climacique. L'importance de cet équilibre est capitale pour la conservation du sol et la productivité de l'association végétale correspondante.

Cet exemple montre que le phénomène de métabiose intervient dans la nature non seulement à l'échelon individuel, mais à celui du groupe. L'intérêt pratique de cet état de choses est évident puisque maintes descriptions relatant la fragilité des milieux naturels face aux interventions plus ou moins brutales de l'Homme peuvent s'expliquer par l'existence de cette métabiose. Mais il est aussi hautement instructif sur le plan théorique de voir ainsi se préciser le rôle des micro-organismes dans la nature.

CONCLUSION GENERALE

Conçu par un géologue pour désigner une infime partie de l'écorce terrestre, le terme de Biosphère représente aux yeux du biologiste l'ensemble du monde vivant. Sous cette forme la notion de Biosphère met en évidence la prodigieuse solidarité des micro-organismes et des formes supérieures de la Vie. A chaque pas fait pour approfondir et préciser les relations entre les Etres, on voit des liens de plus en plus étroits s'établir entre eux. En fait la Biosphère constitue un tout.

Dans ce vaste complexe biologique les microbes et tout spécialement les Bactéries tiennent une place fondamentale et irremplaçable. Non seulement en effet elles interviennent de façon directe dans le métabolisme des éléments qui participent à la Biosphère en assurant la réalisation de cycles géobiologiques, mais encore elles contractent avec les autres êtres vivants des associations très variées. A côté des phénomènes de parasitisme, on a depuis longtemps décrit l'existence de rapports symbiotiques où des Bactéries tiennent une large place. Mais plus récemment d'autres travaux tendent à montrer que les phénomènes de symbiose peuvent se produire sans qu'une cohabitation cellulaire intervienne.

C'est la métabiose, particulièrement étudiée au niveau des sols. On y voit s'établir des liens étroits entre la microflore tellurique d'une part et d'autre part les Végétaux qu'ils soient pris isolément ou même en groupe.

Au fur et à mesure qu'intervient cet enrichissement de nos connaissances, il apparaît de plus en plus que la prudence des interventions humaines vis-à-vis du Monde vivant devient une absolue nécessité biologique.

Vu, le Président de Thèse :

Professeur R. FASQUELLE

Vu, le Doyen de la Faculté

Professeur L. BINET

Vu, et permis d'imprimer

Le Recteur de l'Académie de Paris :

J. SARRAILH

BIBLIOGRAPHIE

1 - Ouvrages généraux utilisés.

- A. BOIVIN. Les Microbes. P.U.F. Paris 1946.
- A. DAUVILLIER. L'origine photochimique de la vie
Masson. Paris. 1958.
- A. DAUVILLIER & E. DESGUIN. La genèse de la vie. Phase de l'évolution
géochimique. Hermann & Cie. Paris. 1942.
- L. EMBERGER. Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végé-
taux vivants. Masson. Paris. 1944.
- M. FLORKIN. Introduction à la Biochimie générale. Masson 1943.
- M. FLORKIN. Aspects biochimiques communs aux Etres vivants.
Masson. Paris. 1956.
- L. MORET. Précis de Géologie. Masson. Paris. 1947.
- A.I. OPARIN. The origin of Life. Mac Millan. New-York. 1938
- L. PLANTEFOL. Encyclopédie française. Tome IV. 1937.
- J. POCHON & H. de BARJAC. Traité de Microbiologie des sols.
Dunod. Paris. 1958.
- W. VERNADSKY. La Biosphère. Alcan. Paris. 1929.
- P. VIVIER. La vie dans les eaux douces. P.U.F. Paris. 1946.

2 - Principaux travaux de synthèse consultés.

- F.D. COOK & A.G. LOCHHEAD. Growth factor relationships of soil micro-
organisms as affected by proximity to the plant root. Can.
Journ. of Micr. vol. 5. 1959

- E.J. FERGUSON WOOD. Significance of marine microbiology.
Bact. Rev. vol. 82. N° 1. 1958.
- D. GOTTLIEB. The synthesis of antibiotics in soil.
VIII° Congr. Int. de Botanique. Paris. 1954.
(section 24. Rapport déposé lors du Congrès).
- L. GUYOT. Effets antibiotiques provoqués par des Lichens et des Végétaux supérieurs. VIII° Congr. Int. de Bot. Paris.
1954. (section 24. Rapports parvenus avant le Congrès).

3 - Publications diverses.

- N. BALICKA & J. SOBIESZCZANSKI. Der boden als Bakterienfilter bet landwirtschaftlichen Verwertung der stadtischen Abwasser. Acta micr. pol. t, 6. 1957. pp. 269.287.
- TH. BECK. R. ROSCHENTHALER & H. POSCHENRIEDER.
Bayerisch. Landwirtsch. Jahrbuch. 36. Heft. I. 1959
- F. BUKATSCH. Exposé préliminaire sur le problème de la spécificité des espèces d'*Azotobacter chroococcum*.
VIII° Congr. Int. de Bot. Paris 1954 (section 21).
- G. DECHASEAUX. Les Bactéries fossiles. Presse Méd. 23-24. 1941
- E. GROSSEBARD. Factors influencing antibiotic production in the soil.
VIII° congr. Int. de Bot. Paris 1954.
(section 24).
- E.G. JEFFERYS & P.W. BRIAN. Are antibiotics produced in soil. ibidem.
- B.H. KETCHUM. The viability of coliform Bacteria in sea water and the dispersion of pollution in tidal estuaries and harbors.
Proc. 6 th. Int. Congr. Micr. Rome. 7. 368-369.
- D. LAVERGNE. Signification et interprétation de la numération sur plaques des germes telluriques.
Ann. Inst. Pasteur. 1954. 86. 503.
- D. LAVERGNE. Types pédologiques et activité microbiologique des sols.,
Ann. Agronomiques. 1955. 4. 569-567.
- D. LAVERGNE. Végétation et facteurs édaphiques en Grésigne.
Bull. Serv. Carte Phytogéographique. Série A. 1956.
tome I. fascicule 1.
- D. LAVERGNE. Aspect microbiologique de la notion de climax. ibidem.
Série A. tome II. 1957. fascicule 1.

- D. LAVERGNE & J. AUGIER. Numération de la microflore totale et microstructure des sols. Ann. Inst. Past. 1955 t. 89.
- J. POCHON & H. de BARJAC. Interaction entre la croissance des Azotobacter et celle du Maïs.
Ann. Inst. Pasteur. tome 94. 1958.
- H. REPLOH & G. GANGEL.
Arch. Hyg. (Berlin). 1958. tome 142.
- J. RIVIERE. Ann. Inst. Pasteur. 1957.92
" " " 1958.95.
-



AGEMP
POLYCOPIE

8, rue Dante
PARIS-Ve

Téléphone : ODÉon 58-90